FR. OLTMANNS

MORPHOLOGIE U. BIOLOGIE DER ALGEN

ZWEITE AUFLAGE

II. BAND



JENA, GUSTAV FISCHER


MBL/WHOI
0 0301 0013765 9

MORPHOLOGIE UND BIOLOGIE DER

ALGEN

VON

DR. FRIEDRICH OLTMANNS

PROFESSOR DER BOTANIK AN DER UNIVERSITÄT FREIBURG I. BR.

ZWEITE, UMGEARBEITETE AUFLAGE

ZWEITER BAND

PHAEOPHYCEAE — RHODOPHYCEAE

MIT 325 ABBILDUNGEN IM TEXT



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1922

Inhaltsverzeichnis.

1. **Ectocarpales.** Der Thallus bildet verzweigte Fäden oder mannigfach gestaltete Körper, die sich onto- oder phylogenetisch auf Fäden zurückführen lassen. Wachstum meistens interkalar, typische Scheitelzellen sind nur ausnahmsweise vorhanden. Gameten annähernd gleichgestaltet.

2. **Sphacelariales.** Meist stark verzweigte Sprosse mit geradezu auffallender Scheitelzelle und sehr regelmäßiger Verzweigung. Gameten annähernd gleich.

3. **Cutleriales.** Thalli mit trichothallischem Wachstum. Zoosporen auf diploiden, Gameten auf haploiden Individuen. Oogamie.

4. **Laminariales.** Ein kleiner, haploider, fädiger Gametophyt wechselt mit dem großen diploiden Sporophyten ab. Letzterer stellt die größten Tange dar mit festem oft weit differenziertem Gewebe. Wachstum erfolgt durch eine interkalare Vegetationszone.

5. **Tilopteridales.** Verzweigte, meist monosiphone Fäden wie bei den Ectocarpales. Ungeschlechtliche Individuen mit vierkernigen Monosporen, geschlechtliche mit Oogonien und Antheridien. Wahrscheinlich ein regelmäßiger Wechsel zwischen den beiden Formen.

6. **Dictyotales.** Meist flache mäßig große Sprosse, welche mit Scheitelzelle oder Scheitelkante wachsen. Ungeschlechtliche Fortpflanzung durch unbewegliche, nackte Sporen, welche zu viert im Sporangium entstehen. Sexualorgane auf der Thallusoberfläche, weibliche Gameten unbeweglich. Haploide Geschlechtspflanzen wechseln mit diploiden ungeschlechtlichen Individuen, welche den ersten völlig gleich sind.

7. **Fucales.** Größere Tange mit festen Geweben, die aus Scheitelzellen hervorgehen. Sexualorgane in flaschenförmigen Vertiefungen der Rinde (Konzeptakeln). Keine ungeschlechtliche Fortpflanzung. Haploide Phase sehr kurz, die ganzen Pflanzen sind diploid.

Wenn man will, kann man die Gruppen 1—3 als Phaeosporeae zusammenfassen, die Laminariales aber, welche man ihnen früher zuzählte, finden in ihnen wohl keinen Platz.

1. Ectocarpales.

Den Anfang der Phaeosporeenreihe bildet sicher die Gruppe der Ectocarpales. So mannigfach der Aufbau des Thallus, so einheitlich sind die Fortpflanzungsorgane. Wir unterscheiden Zoosporangien (unilokuläre) und Gametangien (pluri- bzw. multi-lokuläre Sporangien, Trichosporangien). Die ersteren sind mit Vorliebe (Fig. 288, *2*) ei- bis kugelförmig, sie entlassen zahlreiche Zoosporen, welche zu keiner Zeit ihrer Entstehung durch feste Wände getrennt sind. Die Gametangien sind meist schmäler, schoten- oder fadenförmig. Zwecks Bildung der Gameten zerfallen eine oder mehrere benachbarte Zellen durch feste Wände in zahlreiche Zellchen (Fig. 288, *4*, *5*) und jede von diesen entläßt einen Gameten.

Mit Ausnahme der bekannten Pleurocladia lacustris (Klebahn, Wille) und einiger weniger untersuchter Formen (Arnoldi) gehört unsere Gruppe dem Meere an. Ihre Vertreter dringen aber ziemlich weit und leicht ins Brackwasser vor, sie werden deshalb z. B. im finnischen Meerbusen noch recht reichlich angetroffen.

Ungeheure Mengen von Ectocarpaceen beherbergen die nordischen die nordatlantischen und wohl auch die nordpazifischen Regionen; von dort aus gehen sie auch in die wärmeren Meere, das Mittelmeer z. B. beherbergt sie reichlich. In den rein tropischen, in den australischen usw. Meeren

fehlen sie nicht, treten aber, soviel ich sehe, nicht so stark in den Vordergrund wie an den ersterwähnten Orten, siehe z. B. Börgesen.

Die einzelnen Zellen, welche die Fäden, Thalli usw. der Ectocarpales aufbauen, scheinen bei allen Gliedern der Familie im wesentlichen gleich zu sein. Das stark vakuolige Plasma enthält einen Kern; die ledergelben Chromatophoren sind plattenförmig, bald einfach, bald gelappt, geschlitzt oder sonst gegliedert. Pyrenoidähnliche Gebilde werden beobachtet; darüber, wie über die Assimilationsprodukte resp. Reservesubstanzen wird im Kapitel „Chromatophoren" resp. „Assimilation" das Nötige gesagt werden.

Die Zellwand dürfte in den typischen Fällen nicht übermäßig von derjenigen höherer Pflanzen abweichen. Sauvageau fand bei Ectocarpus ful-

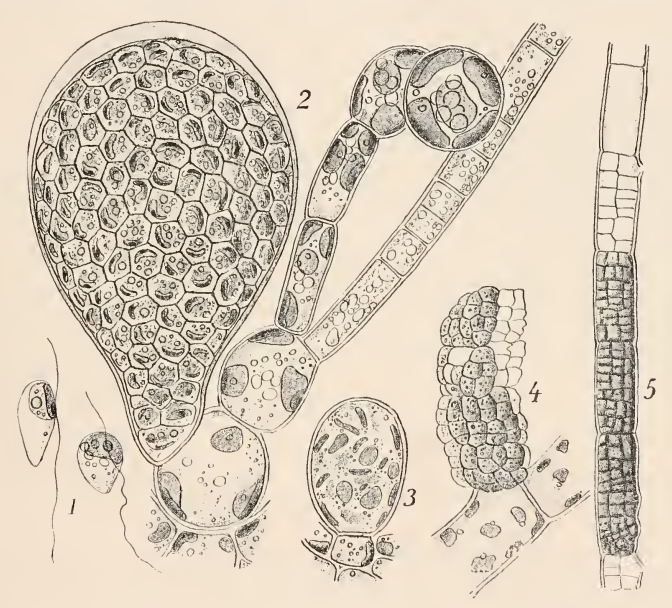


Fig. 288. *1* Schwärmer eines *Ectocarpus* n. Kuckuck. *2* fast reifes unilokuläres Sporangium von *Spermatochnus paradoxus*. *3* dasselbe im Jugendstadium. *4* plurilokuläres Sporangium von *Ect. Reinboldii* Reinke. *5* dass. von *Pogotrichum filiforme*; *2—5* n. Reinkes Atlas.

vescens eine Art Cuticula, welche die ganzen Zellreihen wie ein zusammenhängender Mantel überzieht. Es folgt auf diesen nach Innen eine Mittelschicht, welche in die Mittellamellen der Querwände übergeht, und eine Innenschicht, welche direkt an das Plasma jeder Zelle grenzt. In allen drei Schichten findet sich Pektinsubstanz, in der äußersten wohl am meisten, in der innersten am wenigsten. In letzterer ist dafür um so mehr Zellulose nachweisbar. Wie sich die Dinge bei den stark verschleimten Membranen verhalten, die ja gerade hier häufig vorkommen, wird nirgends befriedigend angegeben.

Dem Versuch, die verschiedenen Formen der Ectocarpales in ein gewisses System zu bringen, oder sie dem Leser übersichtlich darzustellen

setzte ich das alte Motto πάντα ῥεῖ in der ersten Auflage meines Buches voran. Ich wies darauf hin, daß die Gattungen und Arten nicht bloß in ihren vegetativen und sexuellen Organen variieren, sondern daß auch die Meinungen der Forscher über die Begrenzung der Gruppen unstet hin und her fluten. Ich zeigte das u. a. an der historischen Bearbeitung, welche SAUVAGEAU der Gattung Myrionema zuteil werden ließ. Die Unsicherheit hatte ihren Grund in den unzureichenden Untersuchungen, welche bis in die neuere Zeit vorlagen; unzureichend deswegen, weil diese braunen Algen sich vielfach gegen eine rationelle Kultur hartnäckig sträubten. Die Sachlage hat sich aber im Laufe der letzten Jahrzehnte erheblich gebessert. THURET, BORNET, REINKE, JANCZEWSKI, KUCKUCK, SAUVAGEAU, KJELLMAN, KYLIN u. a. haben dafür gesorgt, daß über Bau und Entwicklung immer mehr bekannt wurde. Aber auch sie mußten aus dem oben angeführten Grunde Lücken offen lassen, die sich in der vielfach unzureichenden Nomenklatur wie auch in der ungemein wechselnden Umgrenzung der Gattungen zu erkennen geben. Einen Teil der Lücken hat KUCKUCK in jahrelang fortgesetzten Untersuchungen ausgefüllt, die bislang leider nicht veröffentlicht werden konnten. Nach dem Tode unseres Freundes hat NIENBURG alles, was einigermaßen druckfertig war, zu einem Manuskript vereinigt; dieses stand mir mit zahlreichen prächtigen Abbildungen zur Verfügung und ich habe alles ausgiebig benutzt, um KUCKUCKS Beobachtungen nicht verloren sein zu lassen.

FARLOW, KJELLMAN u. a., ebenso KUCKUCK in seinem Manuskript, haben die hier zu besprechenden Formen in einer Anzahl kleiner Familien untergebracht, während REINKE an einer großen Familie „Ectocarpaceae“ festhielt. Ich bin ihnen damals gefolgt. Nachdem ich KUCKUCKS Untersuchungen kennen lernte, scheint mir doch der erste Weg der bessere zu sein.

Die in den folgenden Zeilen vorgenommene Gruppierung der Familien und Unterabteilungen gründet sich, wenn auch nicht immer in der Reihenfolge, so doch nach dem Inhalt auf REINKE, KJELLMAN und KUCKUCKS veröffentlichte und unveröffentlichte Angaben. Von allen weicht sie in Einzelheiten ab, es schien mir indes nicht erforderlich, jedesmal die Gründe hierfür zu erörtern.

Weil die Art der geschlechtlichen Fortpflanzung nur in wenigen Fällen bekannt war, weil sie auch durch die ganze Abteilung hindurch sehr gleichartig zu sein schien, hat man die Einteilung der Ectocarpales immer nach dem Bau der Vegetationsorgane vorgenommen und daran hat z. B. KUCKUCK bis zuletzt festgehalten. So geschah es denn, daß man in der Gattung Ectocarpus teils iso- teils oogame Arten aufführte. Nachdem man die Sexualität bei einer gewissen Anzahl von Ectocarpales kennen gelernt hat, nachdem die Hoffnung besteht, in dieser Richtung auch weiterhin Fortschritte zu machen, sollten wir versuchen, von jenem Verfahren los zu kommen. Aphanochaete holte man aus der großen Masse der Chaetophoreen heraus (S. 316) nachdem man erkannt hatte, daß sie oogam ist. Ich versuche Gleiches an dieser Stelle und trenne isogame und oogame Ectocarpales. Das ist ein Wagnis, aber ohne solche kommen wir nicht weiter. Und vorläufig ist die Sache vielleicht deswegen schief, weil wir notgedrungen zu den Isogamen alle Formen rechnen, welche gleichgestaltete Gametangien haben, ohne daß wir den Sexualakt immer wahrgenommen hätten. Zu den Oogamen zählen wir alles, was mindestens zweierlei Gametangien besitzt. In vielen Fällen sind wir unschlüssig, weil die Kenntnisse nicht ausreichen.

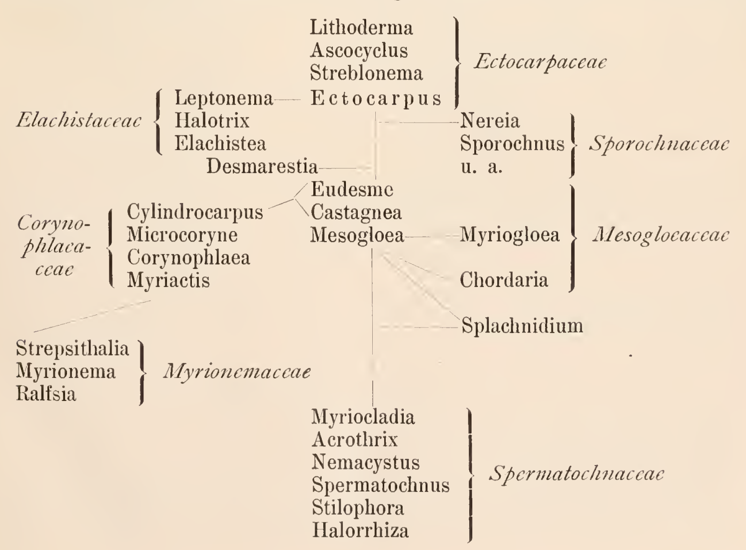
A. Isogame Ectocarpales.

a) Die Vegetationsorgane.

Als Typus dieser Familie gelten die reich verzweigten Ectocarpus-Arten etwa so wie sie Fig. 289 wiedergibt. Sie bilden den Anfang derjenigen Reihe, welche Kuckuck (Mscr.) als „Haplostichales“ bezeichnet, das sind Vertreter mit durchweg monosiphonen Fäden, welche sich reich verzweigen aber nie oder fast nie Längsteilungen erfahren. Ihnen gegenüber steht eine andere Abteilung, die ebenfalls auf jene Ectocarpi zurückgeht; das sind die „Polystichales“. Sie zerlegen die meisten Gliederzellen der Fäden usw. durch Längsteilungen und bilden oft Gewebekomplexe mit starker Arbeitsteilung. Die beiden Abteilungen decken sich ungefähr mit dem was wir in der ersten Auflage Mesogloeo-Chordarieen einerseits, Punctario-Scytosiphoneen andererseits nannten.

α) Haplostiche Ectocarpales.

In dieser Gruppe herrscht eine gewaltige Mannigfaltigkeit der Formen, die nicht ganz leicht zu übersehen und demgemäß auch nicht so einfach zu schildern ist. Reich verzweigte buschige Fäden, Krusten, dicke und dünne Polster, durch Verschlingung und besondere Verkettung der Hauptachsen und Seitenzweige gebildete Thallome wechseln bunt miteinander ab, und doch kann man in ihnen allen eine gewisse Ordnung herstellen, wenn man nach der Lage der teilungsfähigen Zellen fragt. Die ganze Abteilung treibt gleichsam ein Spiel mit dem Vegetationspunkt bzw. mit der wachsenden Zone. An den einfachsten Formen kaum erkennbar tritt sie in den verschiedenen Abteilungen ganz scharf, bald an der Basis, bald an der Spitze des Gesamtthallus hervor, ja es kann zur Ausgestaltung normaler Scheitelzellen kommen. Berücksichtigt man das, so kann man etwa folgendes Schema aufstellen, das natürlich beliebig abzuändern ist.



Ectocarpaceae.

Die Hauptvertreter der Gattung Ectocarpus z. B. E. siliculosus, confervoides, criniger, virescens usw. sind Arten, welche in der litoralen Region auf Steinen und Holz ebenso wie auf anderen Algen oder Pflanzen flutende Büschel oder dichtwollige braune Überzüge bilden, die an zarte Cladophoren usw. erinnern (Fig. 289).

Mit den Chaetophoreen und Coleochaeten haben diese Ectocarpi eine aus verzweigten Kriechfäden gebildete Sohle gemein, welche bald loser, bald fester zusammenschließt. Von ihr erheben sich zahlreiche, monosiphone, bei den erwähnten Spezies reich verzweigte Fäden, welche meistens in eine Spitze oder gar in ein Haar endigen. Die Verzweigung ist eine seitliche, doch kommen durch nachträgliche Verschiebungen Pseudodichotomieen zustande (Fig. 289).



Fig. 289. *Ectocarpus virescens* n. SAUVAGEAU (RIOCREUX). Zweigsystem mit plurilokulären Sporangien.

Das Wachstum der Haupt- u. Seitensprosse vollzieht sich bei verschiedenen Artengruppen verschieden (KUCKUCK).

1. Ectocarpus confervoides, Sandrianus u. a. teilen beliebige Zellen des Fadenverbandes, es ist weder ein terminaler noch ein interkalarer Vegetationspunkt vorhanden, die Zellen sind bis in die Spitzen der Äste gleichmäßig mit Chromatophoren versehen (Fig. 290).

2. Ect. siliculosus, virescens u. a. teilen ihre Fadenzellen ebenso, aber an den Spitzen strecken sich die Zellen erheblich in die Länge. Da hierbei die Chromatophoren nicht vermehrt werden, resultieren fast oder halb farblose Haare (Fig. 289).

3. Ect. criniger (KUCKUCK nennt ihn im Mskr. spinosus) u. a. Die Teilungen vollziehen sich wieder in beliebigen Zellen der Fäden, die Haare aber sind scharf gegen die farbigen Achsen abgesetzt und verlängern sich

durch eine Wachstumszone an der Haarbasis, die kurz ist, aber intensiv arbeitet (Fig. 291).

4. Ectocarpus granulosus u. a. in KUCKUCKS Mskr. Die Teilungen werden lokalisiert. Zwar kommen noch keine richtigen Teilungszonen zustande, wohl aber sieht man die Zerlegungen an gewissen Stellen häufiger als an anderen und so kommt vor allem in der Hauptachse eine Region zum Vorschein (*m* Fig. 292), in deren Nähe die Verzweigung besonders einsetzt. Die Enden der Haupt- und Seitensprosse teilen sich nicht mehr (Fig. 293).

5. Ect. irregularis u. a. zeigen bereits das für viele Phaeophyceen charakteristische trichothallische Wachstum wie es JANCZEWSKI zuerst bezeichnete. Hier liegt in den Fadenverband eingeschaltet eine Zone teilungsfähiger Zellen, von welchen nach oben hin farbige

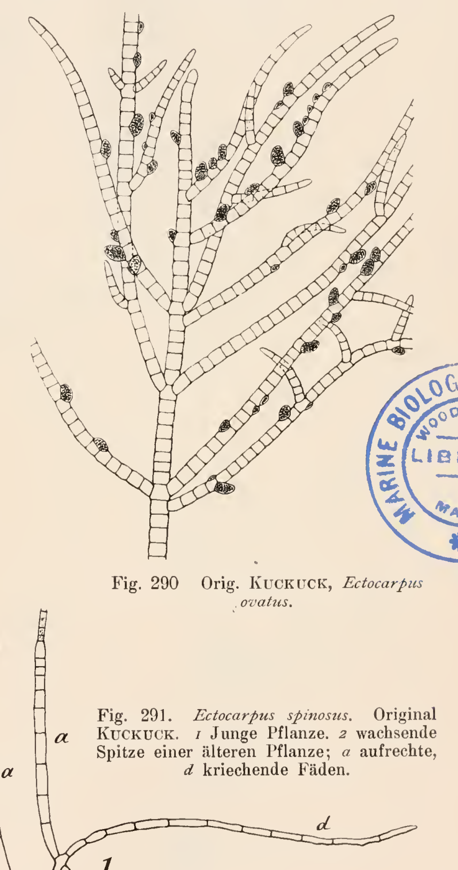


Fig. 290 Orig. KUCKUCK, *Ectocarpus ovatus*.

Fig. 291. *Ectocarpus spinosus*. Original KUCKUCK. *1* Junge Pflanze. *2* wachsende Spitze einer älteren Pflanze; *a* aufrechte, *d* kriechende Fäden.

oder farblose Fäden abgegeben werden, die zum Aufbau des Ganzen nicht wesentlich beitragen, während nach unten hin alles abgegliedert wird, was die Sprosse aufzubauen hat. Dies Wachstum erscheint bei Ect. irregularis nach KUCKUCKS, dem Mskr. entnommenen Abbildung 294 noch nicht ganz



Fig. 292. Orig. KUCKUCK. *Ectocarpus granulosus.* *m* Teilungszone.



Fig. 293. Orig. KUCKUCK. *Ectocarpus granulosus.*

rein; es kommen auch noch Teilungen an beliebigen Stellen der Fäden vor; ein Zeichen dafür, daß sich solche Formen von den unregelmäßig wachsenden herleiten.

6. In vollem Glanz zeigt sich das trichothallische Wachstum endlich u. a. bei einer Art, welche KUCKUCK in seinem Mscr. bald als Ect. paradoxus bald als Ect. Kosseli bezeichnet. Er wollte wohl eine neue Benennung schaffen. Die Fig. 295 bedarf keiner Erörterung mehr. Es ist mir freilich nicht ganz klar, ob die Art noch zu Ectocarpus gezählt werden dürfe.

Ganz erschöpft sind mit diesen Typen die Vorgänge kaum, z. B. gibt KUCKUCK für seinen Ect. lucifugus neben spärlichen interkalaren Teilungen ein Scheitelwachstum an.

Alle diese Angaben über das Wachstum der Fäden beziehen sich jedoch nur auf die aufrechten Teile; die Kriechfäden der Sohlen haben ein Spitzenwachstum, und ohne ein solches würde auch kaum eine erfolgreiche Festheftung auf den Substraten möglich sein.



Fig. 294. Orig. KUCKUCK. *Ectocarpus irregularis.*

Natürlich gilt das auch für die im Gewebe anderer Algen kriechenden Fäden. Solche Arten legen dann einen interkalaren Vegetationspunkt mit Vorliebe dorthin, wo die Triebe aus der Wirtsalge hervortreten, entweder unmittelbar an die Oberfläche der letzteren oder ein wenig von ihr entfernt.

Die uni- oder plurilokulären Sporangien pflegen seitlich an Haupt- und Nebenästen aufzutreten (Fig. 289); sie sind kaum etwas anderes

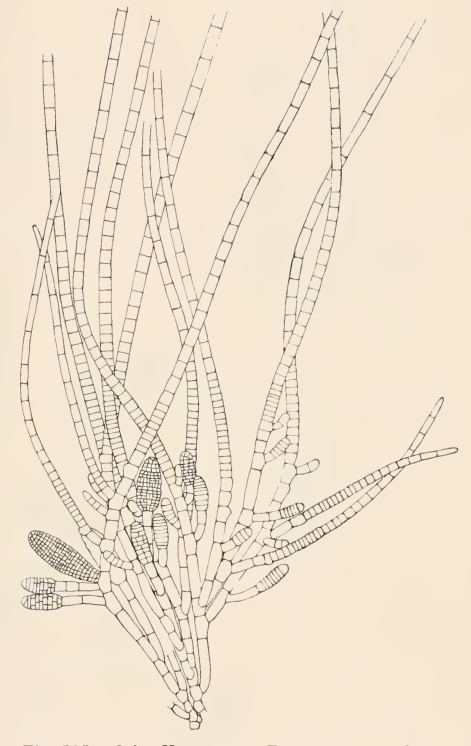
als Umbildungen der letzten Auszweigungen, doch ist Verwendung ganzer Äste nicht ausgeschlossen, z. B. bei Ectocarpus litoralis (Pilayella) liegen Sporangien und Gametangien inmitten der fertilisierten Zweige und grenzen beiderseits an sterile Zellen.



Fig. 295. Orig. Kuckuck. *Ectocarpus paradoxus.*

An die aufrecht-buschigen Ectocarpus-Arten, schließen sich andere an, welche kurz gesagt, einen niedrigeren Wuchs zeigen und schließlich zu typischen Krustenformen hinüber führen. Eine Form, welche Kuckuck (Mskr.) auch unter Ectocarpus paradoxus aufführt (Fig. 296), verkürzt die hypomeristematischen Teile und verschiebt die Gametangien annähernd in eine Ebene. Das alles weist auf die später zu besprechenden Polsterformen hin. Im gewissen Sinne ähnlich ist Ect. monocarpus (Kuckuck

Mskr., Fig. 297) indeß ist die Verteilung der Sporangien eine andere, der Beginn einer Scheibenbildung ist auch hier klar. Solche ist bei Ect. faeröensis weiter fortgeschritten (Fig. 298) und noch stärker tritt der Zusammenschluß bei Ect. elachistaeformis (Fig. 299) hervor. Bei allen diesen Arten mögen Haare vorhanden sein, sie treten aber nicht so scharf in die Erscheinung. Das ist nun aber der Fall bei Ectocarpus speciosus (Fig. 300) und damit erreichen wir den Anschluß an die Ectocarpeen, welche Derbès und Solier als Streblonema bezeichneten. Die Hauptmasse des Thallus bilden reich verzweigte epi- oder endophytische Kriechfäden; über das Substrat erheben sich nur einige Haare mit interkalarem Vegetationspunkt und außerdem die nicht oder kaum verzweigten Äste mit den Sporangien (Fig. 301).


Fig. 296. Orig. Kuckuck. *Ectocarpus „paradoxus“*.

Solche Formen führen dann hinüber zu Kuckucks Phaeostroma, einer zierlichen Gattung, deren Fäden auf Zosteren, Algen usw. kriechen (Fig. 302). In der Regel erheben sich nur einige Haare über das Substrat; auch die Sporangien sitzen diesem direkt auf und ragen nur als Buckel über dasselbe hervor. Bei Phaeostroma Bertholdi Kck. kriechen die Fäden getrennt umher, bei Ph. pustulosum vereinigen sie sich häufig zu einer Scheibe, welche indes ihren pseudoparenchymatischen Charakter ständig wahrt.

Phaeostroma Bertholdi leitet dann leicht auf Mikrosyphar Kuck. hin, welche fast genau so lebt wie Entocladia unter den Chaetophoreen. Speziell die membranbewohnende Mikrosyphar Polysiphoniae gleicht der Entocladia viridis derart, daß ungefärbte Abbildungen beider kaum zu unterscheiden sind. Wie bei Entocladia fehlen auch hier die Haare völlig oder fast völlig, und die Sporangien einiger Mikrosyphar-Arten sind so reduziert, daß oft aus jeder Fadenzelle nur eine Zoospore hervorgeht (Vgl. das Kap. Endophyten, Bd. III).

Auf einige andere Gattungen, wie Streblonemopsis u. a., die sich zwanglos hier einfügen, mag nur hingedeutet sein.

Die Parallele mit den Chaetophoreen und Verwandten wäre aber unvollständig, wenn wir nicht noch einige Gattungen zu erwähnen hätten, welche eine Phycopeltis oder Coleochaete scutata fast genau repetieren. Dahin gehört Ascocyclus (inkl. Phycocelis) (Fig. 303). Die Keime flachen



Fig. 297. Orig. KUCKUCK. *Ectocarpus monocarpus.*

sich sofort nach dem Festsetzen scheibenförmig ab, teilen sich zunächst durch eine Querwand (Fig. 303, *1*) und beginnen dann nach oben genanntem Muster ein oft sehr gleichmäßiges Randwachstum, das wohl ohne Kommentar aus Fig. 303, *2* ersichtlich ist. Später erheben sich aus der Scheibe, von der Mitte beginnend, Sporangien und Haare (Fig. 303, *3*), außerdem farblose Schlauchzellen, die das Charakteristikum der Gattung darstellen.

Hier reihen sich noch andere Gattungen an (Chilionema, Hecatonema u. a., SAUVAGEAU). Ich erwähne besonders KUCKUCKS Petroderma. Die Sporangien rücken so dicht aneinander, daß

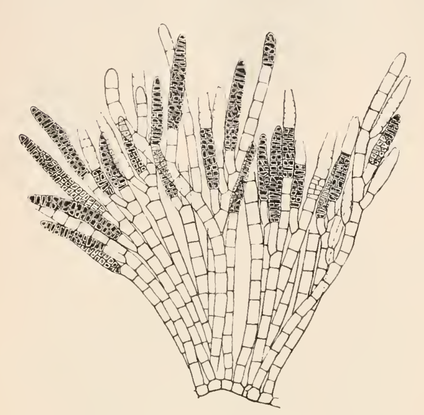


Fig. 298. Orig. KUCKUCK. *Ectocarpus faröensis* Börg.



Fig. 299. *Ectocarpus elachistaeformis* Heydr. n. BÖRGESEN.



Fig. 300. Orig. KUCKUCK. *Ectocarpus speciosus.*

für Haarbildungen und ähnliches kein Platz bleibt, und das könnte hinüberführen zu Lithoderma, (SVEDELIUS nennt sie Pseudolithoderma, ich glaube, KUCKUCK stimmte dem, nach einer kurzen Bemerkung zu schließen, nicht ganz zu) die freilich nicht mit voller Sicherheit an dieser Stelle unter-

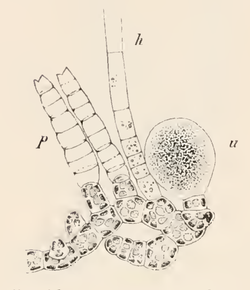


Fig. 301. *Streblonema sphaericum* Derb. u. Sol. n. KUCKUCK. Kriechender Faden mit aufrechten uni- (*u*) und pluri- (*p*) lokulären Sporangien. *h* Haare.

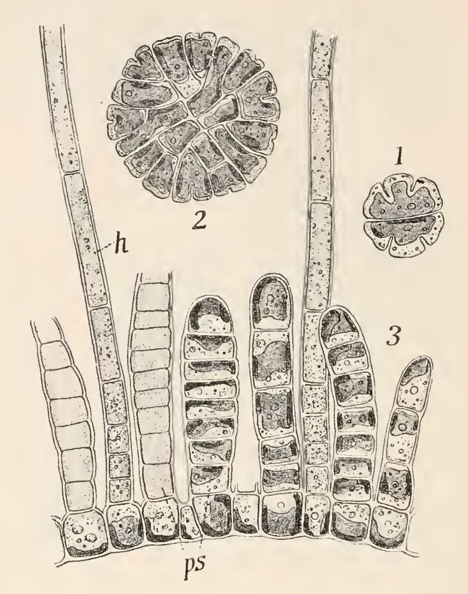


Fig. 303. *Ascocyclus secundus* Strömf. n. REINKES Atlas. *1—3* Scheiben verschiedenen Alters. *h* Haare. *ps* plurilokuläre Sporangien.

gebracht werden darf. Es handelt sich um große, dunkle, bis handgroße Krusten. Aus einer einschichtigen, zusammenhängenden Sohle erheben sich vertikale, miteinander verwachsene Zellfäden (Fig. 304). Diese tragen bei dem von KUCKUCK reformierten Lith. fatiscens die uni- oder plurilokulären Sporangien auf dem Scheitel (Fig. 304). ARESHOUGS Lithoderma gehört wohl anderswo hin, dagegen mögen sich ausschließen Symphyocarpus, Sorapion u. a. (ROSENVINGE, KUCKUCK).



Fig. 302. *Phaeostroma Bertholdi Kuck.* auf *Scytosiphon.* *h* Haare. *s* Gametangien. *b* Sporangien der Wirtspflanze

KUCKUCKS Nachlaß ist mit Bezug auf die Ectocarpus-Arten am

wenigsten durchgearbeitet. Es finden sich die Zeichnungen und dazu manche Notizen, die nicht einmal immer den Autor der Spezies angeben. Trotzdem zeigen alle seine Bilder, daß in der Gattung eine große Verschiedenheit in der Wachstumsweise herrscht. Es wären danach wohl Untergattungen herauszuschälen, die sich vielleicht um das gruppieren mögen, was wir auf S. 6 unter 1—6 zusammenstellten. Diese Typen weisen schon auf gewisse Formen in anderen höher entwickelten Familien hin. Darüber wollen wir später sprechen. Hier sei gesagt, daß die reduzierten Gattungen — wenn es wirklich solche sind — nicht einfach in der Reihenfolge, in welcher wir sie aufzählten, von Ectocarpus herzuleiten sind. Ich werde den Eindruck nicht los, daß fast jede buschig wachsende Ectocarpus-Art den Ausgangspunkt für reduzierte Formen abgeben konnte. Z. B. geht Ascocyclus wohl nicht auf dieselben Ectocarpen zurück wie Streblonema usf.

Mesogloeaceae.

Eudesmeae.

Den Typus dieser Gruppe bilden Eudesme und Castagnea, die ich kaum zu unterscheiden vermag, jedenfalls bestehen keine grundsätzlichen Unterschiede in Bau und Entwicklung zwischen den beiden Gattungen, auch

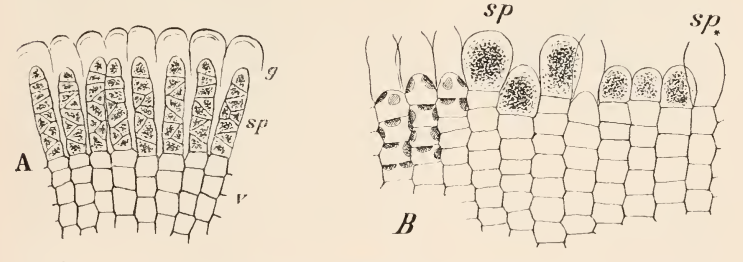


Fig. 304. *Lithoderma fatiscens* Kuck. Längsschnitte n. Kuckuck. *A* mit plurilokulären, *B* mit unilokulären Sporangien (*sp*). *g* Gallertlappen. *v* vegetative Zellen.

Mesogloea schließt sich ihnen glatt an. Ihr Aufbau wurde von Thuret, Reinke, Schmitz, Kylin u. a. klargelegt; genaue Aufschlüsse über die Entwicklung scheinen mir aber doch erst Kuckucks Notizen zu geben. Sind sie auch nicht immer leicht zu entziffern, so geben doch die trefflichen Figuren höchst willkommene Anhaltspunkte.

Die Vertreter unserer Gruppe stellen oft 10 bis 20 cm hohe und wenige Millimeter dicke, mäßig verzweigte Körper dar (Fig. 305), die gelegentlich knorpelig meist aber dermaßen gallertig weich sind, daß sie sich unter dem Mikroskop zerdrücken lassen, um ihren Aufbau zu offenbaren. Man erkennt dann leicht einen Zentralkörper (Kern n. Kuckuck) und eine Rinde. Der erste besteht aus annähernd parallel verlaufenden oder auch umeinander gedrehten Längsfäden, deren große oft tonnenförmige Zellen arm an Chromatophoren und anderem Inhalt sind. Von ihnen entspringen farblose Rhizoiden, welche genau abwärts oder auch schräg verlaufend die Längsfäden miteinander verketten und außerdem, soweit sie bis zur Basis herabreichen, die Haftorgane verstärken.

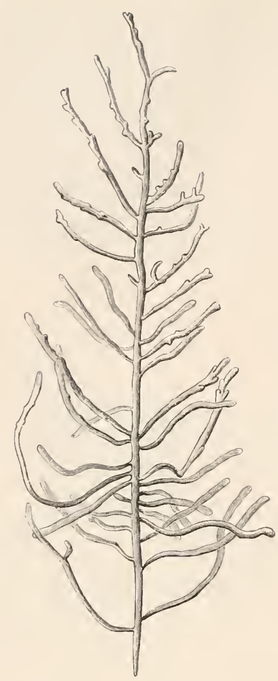


Fig. 305. *Castagnea (Eudesme) virescens* Thur. (J. A.) (aus ENGLER-PRANTL) n. KÜTZING.

Zumal von den an der Peripherie des Zentralkörpers gelegenen Leitfäden gehen in radialer Richtung Zweiglein aus, welche, dicht büschelig verästelt (Fig. 306), zu dem zusammenschließen, was wir oben Rinde nannten. In extremen Fällen entsteht so ein Bild wie Fig. 306; hier sind die radial gerichteten Zweiglein sehr lang, das ganze schließt lose zusammen; in anderen häufigeren Fällen ist die Basis der Büscheläste kürzer und dann entsteht eine festere Rinde wie in Fig. 307. Die Büschel enden reich verzweigt in sogenannten Assimilatoren, d. h. Zellreihen, welche an ihren Enden (Fig. 307) oft kopfig aufgeschwollen, in jedem einzelnen ihrer Elemente, zumal in den zu äußerst gelegenen, tief gefärbte Chromatophoren in größerer Zahl führen. Neben den Assimilatoren stehen in jedem Büschel farblose Haare mit basalem interkalarem Vegetationspunkt. Sie überragen die Rindenschicht oft weit.

Die Sporangien (Fig. 308) sitzen am Grunde der Assimilatorenbüschel, haben also dieselbe Stellung wie die Haare; die Gametangien sind Umbildungen der Assimilationsfäden (Fig. 307).

Ohne die Entwicklungsgeschichte würde man kaum an eine Verwandtschaft dieser Formen mit Ectocarpus denken, und doch tritt diese sofort hervor (s. REINKE, KJELLMAN, SCHMITZ), wenn wir auf KUCKUCKS Bild (Fig. 309) von Castagnea fistulosa blicken. Es stellt eine Keimpflanze dar; von der Sohle erheben

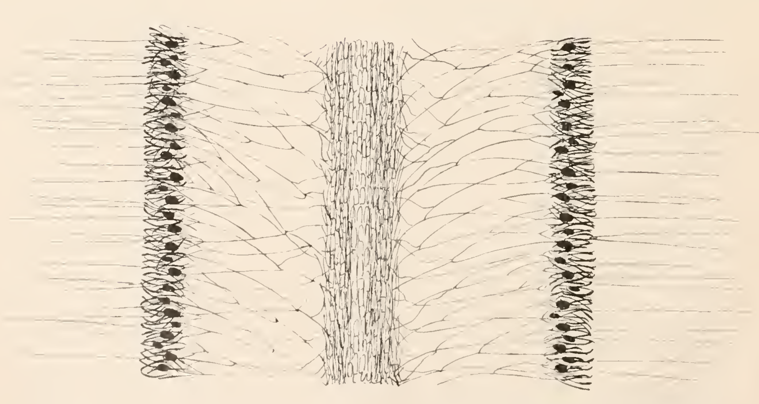


Fig. 306. Orig. KUCKUCK. *Mesogloea crassa* Suring. Längsschnitt des Thallus.

sich zahlreiche aufrechte Fäden (Leitfäden), die an Fig. 294 erinnern. Interkalare Teilungen in den oberen Regionen sorgen für Verlängerung und für Verzweigung.

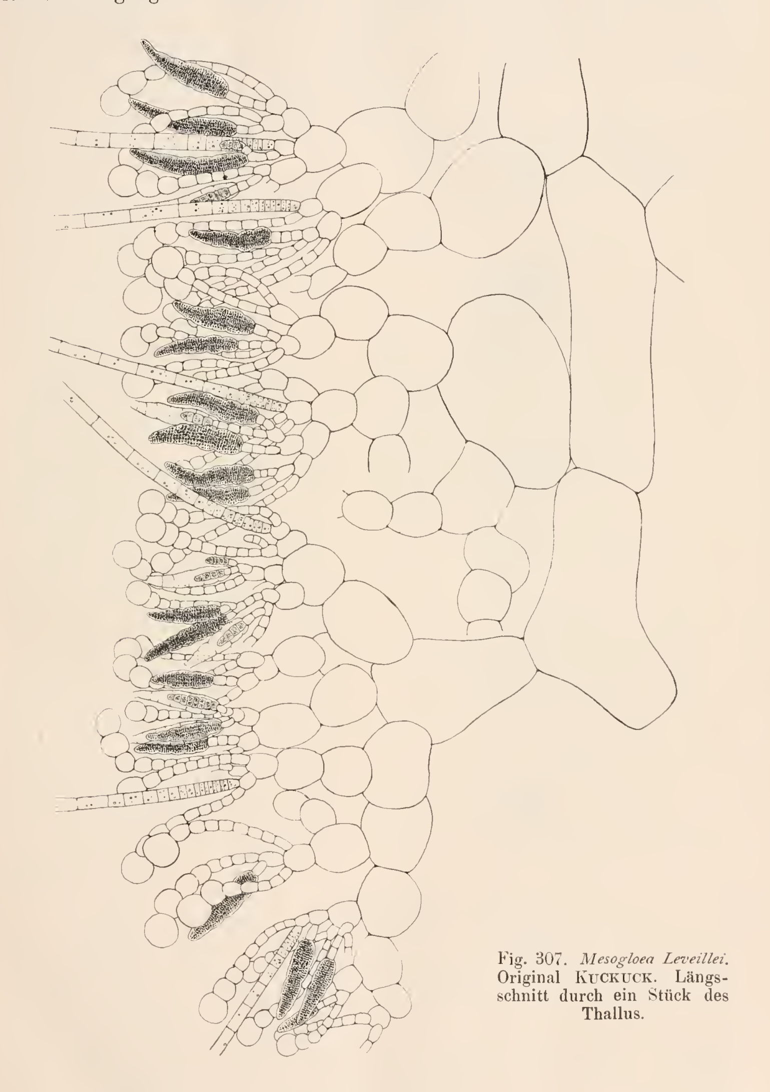


Fig. 307. *Mesogloea Leveillei.* Original KUCKUCK. Längsschnitt durch ein Stück des Thallus.

Die größeren Seitenzweige richten sich so auf, wie das Fig. 310 zeigt und legen sich an die Leitfäden derart an, daß man diese kaum noch zu

unterscheiden vermag. So spricht man denn gern von Längsfäden, weil man die Sprosse verschiedener Ordnung später nicht leicht unterscheidet. Alle Längsfäden schließen unter wiederholter Verzweigung zu einem Zentralkörper (Kern n. KUCKUCK Mscr.) zusammen, an dessen Spitze sich eine interkalare Wachstumszone herausbilden muß, denn die teilungsfähigen Stellen in den Einzelfäden sitzen annähernd am gleichen Platz. Wo die meristematischen Zellen genau auf gleicher Höhe liegen und auch eng begrenzt sind, resultiert eine scharf abgesetzte innere Vegetationszone; wo sich die Teilungen in den Längsfäden auf längere Strecken verteilen, wird die fragliche Zone unscharf. Letzteres ist bei unseren Gattungen die Regel. Die mittleren Längsfäden, die eigentlichen Leitfäden verlängern sich wohl annähernd geradlinig nach oben (Fig. 309) und bilden nach allen Seiten Äste, die seitlichen aber verzweigen sich (Fig. 310, *r*) scheinbar einseitig, jedenfalls richten sie alle Organe nach außen und indem diese sich wieder reichlich verzweigen, entsteht die aus Assimilatoren usw. gebildete Rinde. Nun sprechen SCHMITZ u. a. von einer monopodialen Verzweigung, WEBER,

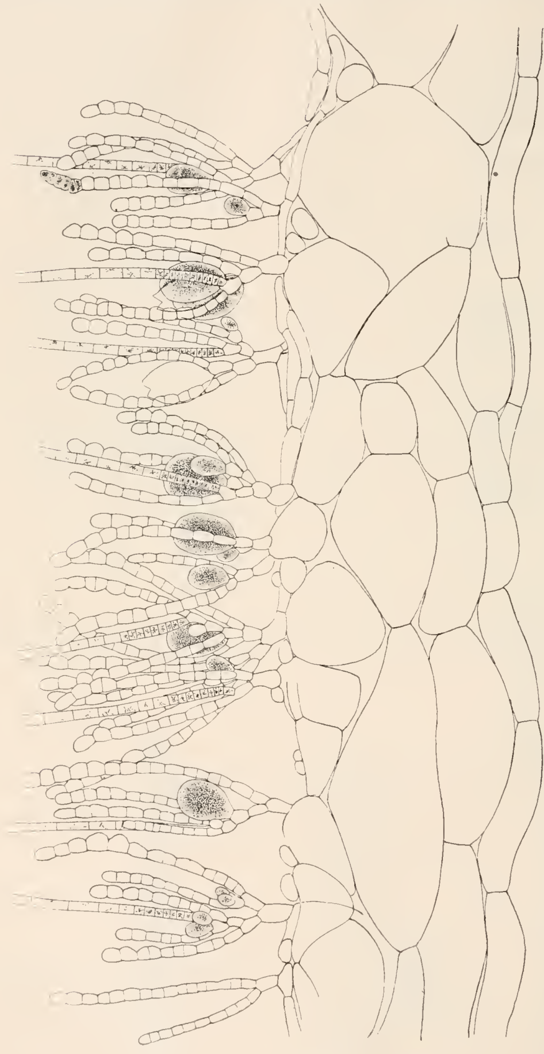


Fig. 308. *Castagnea fistulosa*. Orig. KUCKUK. Längsschnitt durch den Thallus.

van Bosse, Börgesen u. a. finden eine sympodiale Bildung der Längsfäden. Wenn ich mir die Bilder der verschiedenen Forscher ansehe, möchte ich glauben, daß die primären Leitfäden z. B. in der Fig. 309 monopodial sind, während allerdings die sekundären Längsfäden z. B. in Fig. 310 durchaus den Eindruck eines Sympodiums machen, die Endzweiglein werden von den seitlich an ihnen gebildeten Sprossen übergipfelt und nach auswärts zur Seite gedrängt. Ich glaube freilich erneute Prüfung anraten zu sollen; in Kuckucks Aufzeichnungen finde ich nichts.

So Eudesme und Castagnea. Mesogloea, in seinem Aufbau diesen völlig gleich, unterscheidet sich ziemlich scharf dadurch, daß zunächst aus der Sohle nur ein einziger Leitfaden aufsteigt (Fig. 311). An diesem ist viel schärfer als zuvor ein interkalarer Vegetationspunkt ausgeprägt, der über sich ein wenig bedeutungsvolles unverzweigtes Haar trägt. Basalwärts von der Teilungszone brechen seitlich aus dem Leitfaden Äste hervor, welche den Verzweigungsmodus des Leittriebes im wesentlichen wiederholen. Anfänglich seitwärts gerichtet erheben sie sich bald zu einer senkrechten Lage (Fig. 311) und schmiegen sich dem Leitfaden an. Da sie nun ebenso rasch oder zunächst gar etwas rascher als jener wachsen, so bildet sich auch hier eine ganze Gruppe von Längsfäden, die umso breiter wird, je mehr sich alle einzelnen nach der eben gegebenen Vorschrift verzweigen. Der primäre Faden ist kaum noch zu erkennen. Da die Längsfäden verschiedener Ordnung in ihrem Wachstum weitgehend harmonieren, muß wieder eine Vegetationszone entstehen, die hier schärfer begrenzt ist, weil die teilungsfähige Region in den Einzelfäden nur kurz ist. Aus Fig. 311 ist ohne weiteres klar, daß die Rinde genau so entsteht wie bei Eudesme-Castagnea.

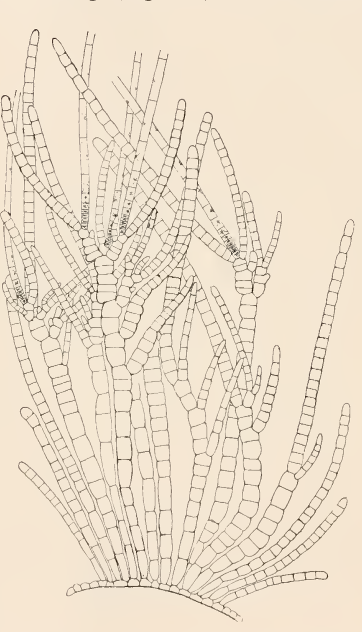


Fig. 309. *Castagnea fistulosa*. Orig. Kuckuck. Keimpflanze.

Myriogloeeae.

Unter dem Namen Myriogloea finden sich in Kuckucks Manuskript die beiden hier wiedergegebenen Abbildungen (Fig. 312). Den Vertretern dieser Gruppe fehlen die farblosen Haare, alle Sprosse sind farbig. Einstweilen ist nicht zu ersehen, ob die Gattung, für welche Kuckuck eine besondere Familie schuf, wirklich hierher gehört, denn es ist nicht klar, ob das Fehlen der Haare auf einen primitiven Typ hinweist oder ob wir mit einem Verlust derselben zu rechnen haben. Zunächst möchte ich wohl glauben, daß man auf die Gesamtentwicklung mehr Wert legen müsse, als auf ein einziges Merkmal. Und der gesamte Bau stimmt tatsächlich mit Mesogloea überein. Wir haben hier (Fig. 312, *1*) zu-

nächst den einzigen Leittrieb mit seinen Seitenzweigen und sodann den Zusammenschluß der letzteren mit dem ersteren zu einem Kern, wie er netter kaum gedacht werden kann. Die teilungsfähige Zone ist hier besonders scharf umgrenzt.

Chordarieae.

Chordaria, auch von HENCKEL bearbeitet, besitzt einen ziemlich festen Thallus. Auf dem Querschnitt (Fig. 313, *2*) erkennt man leicht die großen Längsfäden (*lf*), welche durch zahlreiche Hyphen (*h*) auseinander geschoben aber auch wieder zusammengehalten werden. Dem entspricht der Längsschnitt (313, *3*). Die Assimilatoren schließen zu einer gleich-



Fig. 310. *1 Eudesme virescens.* Orig. KUCKUCK. *2 Castagnea Zosterae* n. BÖRGESEN.

mäßigen Schicht fest zusammen, sie tragen die allein bekannten unilokulären Sporangien an ihrer Basis. Hier wie in anderen Fällen nennt man sie gern Paraphysen, weil sie die Sporangien eng umschließen. Das weicht nicht grundsätzlich von Mesogloea u. a. ab; der Scheitel sieht freilich (313, *1*) zunächst erheblich anders aus. Genaue Betrachtung (KUCKUCK Mskr.) aber ergibt unzweifelhafte Ähnlichkeit mit Myriogloea wie mit Mesogloea und Eudesme. Diese tritt besonders an jungen Zweigen der Chordaria Andersonii Kuck. mscr. (Mesogloea Andersonii Farlow) hervor. Man sieht in Fig. 313, *4* den Leitfaden mit den Seitenzweigen. Letztere legen sich bei anderen Arten und an älteren Sprossen dem Leitfaden an und so entsteht dann unverkennbar das in Fig. 313, *1* wiedergegebene Bild, welches die Leitfäden und die nach auswärts gebogenen Äste derselben erkennen läßt.

Die meristematische Zone ist deutlich sichtbar, der Hauptunterschied von Mesogloea besteht darin, daß von ihr nicht lange Fäden, sondern nur kugelige Assimilatoren thallusauswärts gebildet werden.

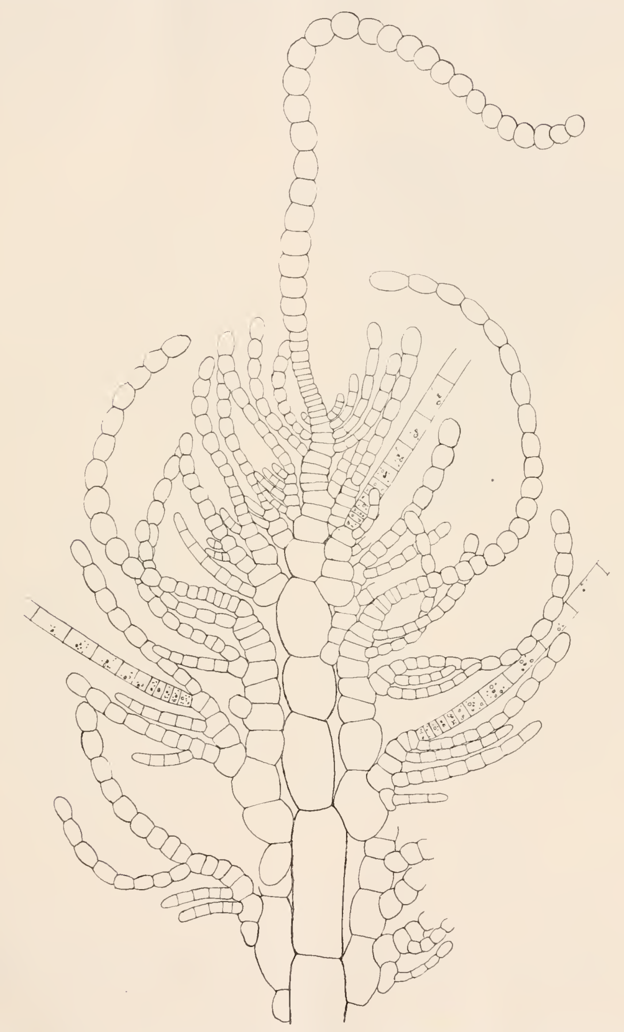


Fig. 311. *Mesogloea Leveillei.* Orig. KUCKUCK. Längsschnitt der wachsenden Spitze.

Mit Chordaria verwandt sind wohl einige Gattungen, welche sich durch rhizomähnliche Bildungen auszeichnen. Die einfachste Form ist Haplosiphon

filiformis Rupr. (Ruprechtiella YENDO). Von einem korallenartigen Sprossensystem, das der Unterlage angepreßt ist, erheben sich (Fig. 314, *6*) unverzweigte Sprosse. Diese werden (YENDO) auf der Unterseite des „Wurzelstockes" angelegt und biegen sich späterhin aufwärts. Ähnlich ist wohl Analipus fusiformis, die YENDO mit Chordaria vereinigt. Auch andere Arten der Gattung Chordaria scheinen hierher zu gehören. Caepidium hat SKOTTSBERG neuerdings beschrieben. Von einer ziemlich dicken Sohle gehen dichotom verzweigte Triebe aus, welche sich dem Substrat anlegen. Sie sind ziemlich derb und doch wohl dem Rhizom von Ruprechtiella vergleichbar. Bei stärkerer Entwicklung der Pflanze legen

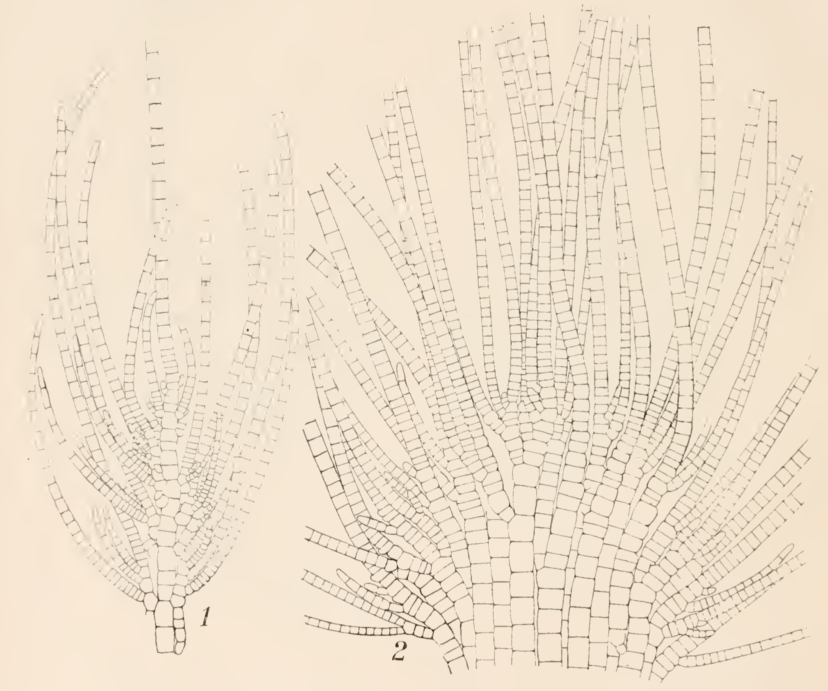


Fig. 312. *1 Myriogloea Andersonii.* *2 Myriogloea Sciurus.* Orig. KUCKUCK.

sie sich übereinander und sehen fast aus wie die Haftorgane der Laminarien. Nach aufwärts entsenden die kriechenden Massen kurze gerundete Triebe, welche auf ihrem Scheitel verbreitert, aber in der Mitte eingesenkt sind (Fig. 314, *3*). Der Vegetationspunkt liegt in dieser Vertiefung und mit seiner Hilfe erheben sich aus den Becherchen lange verzweigte Sprosse (Fig. 314, *3*) welche den Bau der Chordaria haben und wie diese fruchten. An den Ästen des Rhizoms entstehen aber noch gerundete etwas gelappte Körper, welche (Fig. 314, *2*, *4*) einer Colpomenia weitgehend gleichen; sie haben im Innern langgestreckte farblose Zellen, an der Peripherie die üblichen Assimilatoren, Sporangien usw. (Fig. 314, *5*) Die Vermutung, daß diese Knollen Fremdkörper, d. h. epiphytische Algen ganz anderer Herkunft darstellen, dürfte SKOTTSBERG widerlegt haben. In der Antarctis

fand Skottsberg die Langtriebe von November bis Februar, im Winter sind nur Rhizome und Knollen vorhanden.

Corynophlaeacae.

In sehr nahen Beziehungen zu den Mesogloeaceae stehen die Gattungen Cylindrocarpus, Microcoryne, Strepsithalia, Corynophlaea und Myriactis. Die

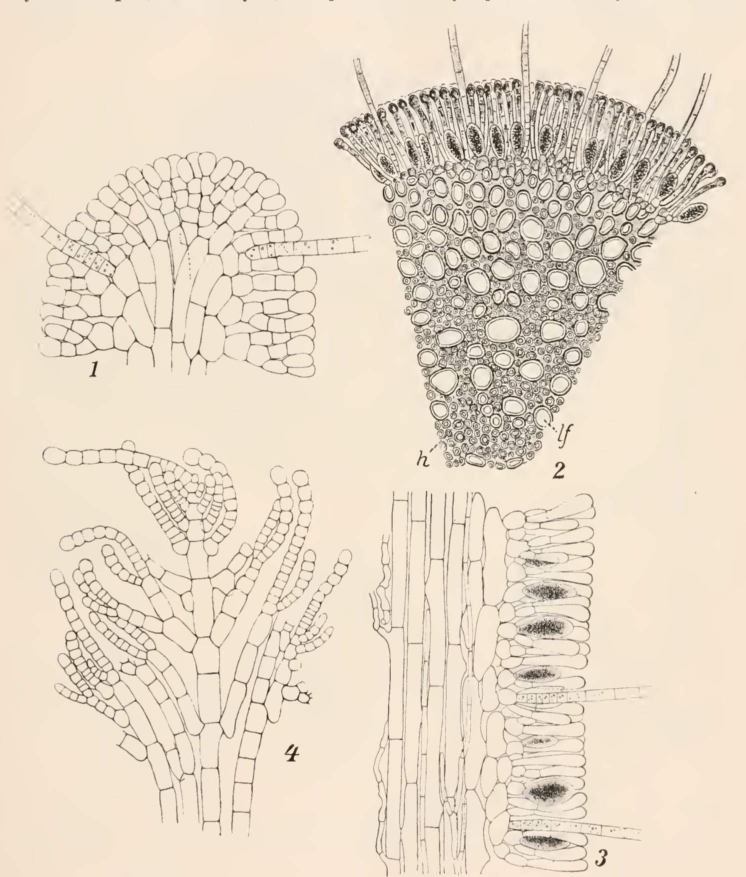


Fig. 313 n. Kuckuck u. Reinke's Atlas. *1* Längsschnitt durch den Scheitel von *Chordaria Chordaria* Kuckuck. *2* Querschnitt durch den Sproß von *Chordaria flagelliformis*. *3* Längsschnitt durch den Sproß von *Chordaria Chordaria* Kuckuck. *4* Scheitel von *Chordaria Anderssoni* Kuckuck. *lf* Längsfäden. *h* Hypen.

Ähnlichkeiten sind so groß, daß Kuckuck die Frage erörtert, ob nicht alles in eine große Familie zusammenzufassen sei. Der Unterschied der genannten Gattungen von den Mesogloeen liegt im Wuchs, es handelt sich um Krusten, Polster, Ballen usw., nicht um langgestreckte Sprosse. Im

übrigen kehren Form und Stellung der Sporangien und Gametangien in der Weise wieder, wie sie oben für Mesogloea und Verwandte beschrieben wurden (vgl. Fig. 304 ff.).

Einen hübschen Typus stellt Cylindrocarpus microscopicus dar. Epiphytisch auf Kalkgestein usw. lebend, bildet die Alge kleine birnförmige Körper (Fig. 315, *1*). In diesen erheben sich von einer Sohle zahlreiche, wenig gefärbte derbe Fäden, welche sich nach der Peripherie hin reichlicher verzweigen. Die Büschel schließen ziemlich fest zusammen, außerdem



Fig. 314 n. Skottsberg und Yendo. *1—5 Caepidium antarcticum* n. Skottsberg. *1* Rhizom mit Fruchtsproß. *2* Rhizom mit Knollen. *3* Rhizom mit der Basis aufrechter Triebe. *4* Knollen auf Rhizomästen. *5* Längsschnitt durch eine Knolle. *6* Rhizom von *Chordaria abietina*.

sorgen im Innern zahlreiche Hyphen für Verkettung. Ein Vergleich der Fig. 315, *2* mit Fig. 310 ergibt sofort die Ähnlichkeit mit den Jugendstadien der Eudesme-Castagnea. Die Längsfäden enden mit Büschelästen und diese tragen den interkalaren Vegetationspunkt an ihrer Basis. Da die teilungsfähigen Stellen in allen Längsfäden ungefähr auf gleicher Höhe liegen, resultiert ein aus den Längsfäden bestehender Kern, der hier birnförmig ist, überzogen von der teilungsfähigen Zone, die ihrerseits nach außen immer neue Büscheläste produziert, nach innen aber die Längsfäden verlängert.

Cylindrocarpus kann auch auf Gracilaria leben. Dann sendet sie Kriechfäden (*e* Fig. 315, *5*) in das Wirtsgewebe, über dasselbe aber erheben sich zahlreiche schwach gefärbte Sprosse, welche an ihrem Oberende Büschel von Assimilationsfäden tragen. Das alles aber schließt nicht besonders dicht zusammen, die Wirtsalge wird nur von zarten Räschen überzogen. So fehlt eine zusammenhängende Teilungszone. Dafür lassen sich die Fäden leicht

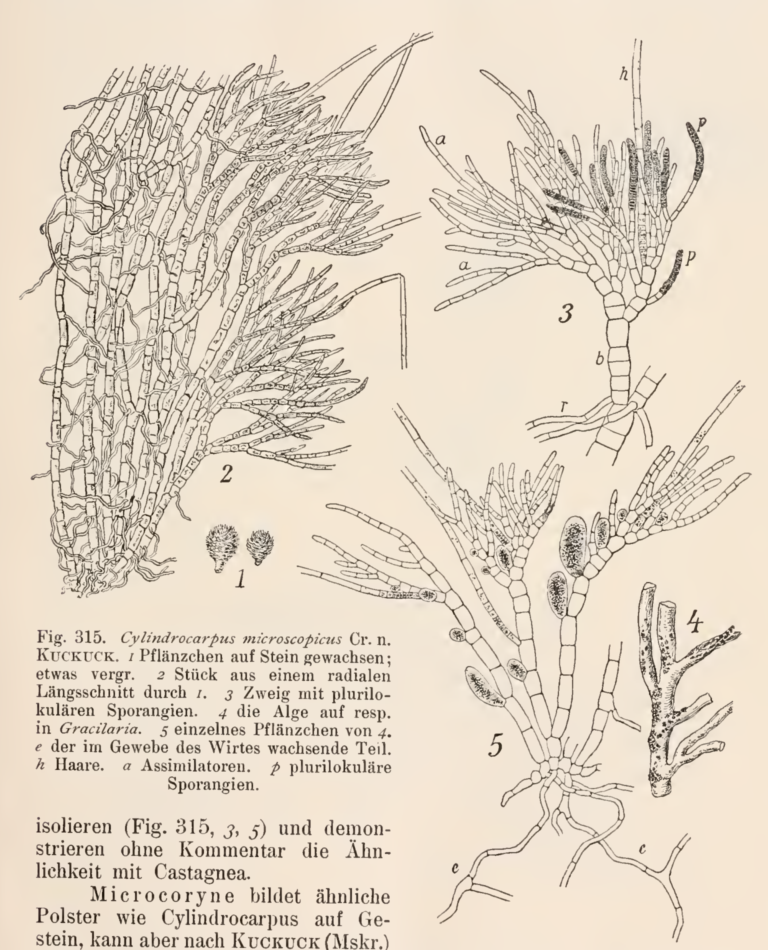


Fig. 315. *Cylindrocarpus microscopicus* Cr. n. KUCKUCK. *1* Pflänzchen auf Stein gewachsen; etwas vergr. *2* Stück aus einem radialen Längsschnitt durch *1*. *3* Zweig mit plurilokulären Sporangien. *4* die Alge auf resp. in *Gracilaria*. *5* einzelnes Pflänzchen von *4*. *e* der im Gewebe des Wirtes wachsende Teil. *h* Haare. *a* Assimilatoren. *p* plurilokuläre Sporangien.

isolieren (Fig. 315, *3*, *5*) und demonstrieren ohne Kommentar die Ähnlichkeit mit Castagnea.

Microcoryne bildet ähnliche Polster wie Cylindrocarpus auf Gestein, kann aber nach KUCKUCK (Mskr.) kleine aufrechte Sprosse entwickeln; danach wäre sie wohl das Übergangsglied von Eudesme zu der hier behandelten Gruppe. Ein Faden aus dem Thallus zeigt weiterhin die Ähnlichkeit (Fig. 316).

Corynophlaea bildet meist gewölbte Polster auf anderen Algen. Von der Sohle (Fig. 317) erheben sich Längsfäden, welche dicht zusammen-

schließen und an ihrer Spitze in Büschel übergehen, in welchen Assimilatoren, Sporangien und Haare leicht zu erkennen sind. Die Polster wachsen durch eine interkalare Zone an der Grenze von Längsfäden und Büscheln.



Fig. 316. *Microcoryne ocellata*. Orig. Kuckuck. Schnitt durch das Polster.

Leathesia ist kaum etwas anderes als eine vergrößerte Corynophlaea. Sie stellt bis eigroße gerundete, aber auch etwas gelappte Körper dar, welche anderen Algen aber auch lebloser Unterlage aufsitzen (Fig. 318). Die Jugendstadien der Leathesia gleichen denen der Corynophlaea weitgehend. Von der Sohle strahlen die Längsfäden aus, eine an üblicher Stelle liegende Teilungsschicht sorgt für Vergrößerung des Polsters. Dieses wird annähernd kugelig zunächst kann man (Fig. 319) die Längsfäden noch erkennen, später aber zerreißen sie im Zentrum und die Kugel, die auch äußerlich unregelmäßiger wird, erscheint hohl. Die Endauszweigungen der Büscheläste, die Assimilatoren, schließen bei Leathesia zu einer dichten Rindenschicht zusammen, die nach außen fast glatt erscheint, nur die Haare ragen weit über alles hinaus.

Die einfachste Vertreterin unserer Familie ist wohl die Gattung Myriactis (SAUVAGEAU, KUCKUCK Mskr.). Sie lebt vielfach endophytisch oder parasitisch auf anderen Algen, z. B. entsendet Myriactis stellulata ihre Fäden in das Gewebe der Dictyota (Fig. 320), hebt die sogenannte Epidermis ab, durchbricht diese an gewissen Stellen und bildet (Fig. 320) kleine Polster, die im wesentlichen wachsen wie Corynophlaea u. a.

Eins freilich ist auffallend; bei Myriactis schließen die Assimilationsfäden nicht zu einer festen Schicht zusammen, und nun erhebt sich die Frage nach der Phylogenie der eben behandelten Gruppen. KUCKUCK stellt Myriactis an den

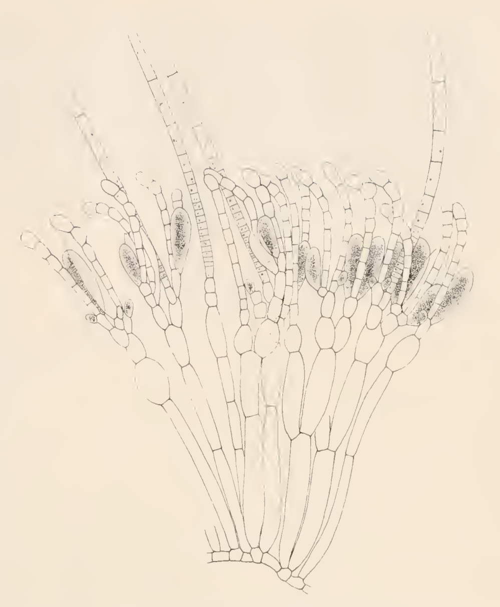


Fig. 317. *Corynophlaea crispa.* Orig. KUCKUCK. Schnitt durch das Polster.



Fig. 318. *Leathesia difformis* auf *Furcellaria fastigiata.* Orig.

Anfang der Reihe. Er weist auf die Ectocarpus-Arten hin, welche (S. 11) den Vegetationspunkt an die Basis in unmittelbare Nähe des Substrates verlegen, z. B. auf Ectocarpus paradoxus (Fig. 296) und muß dann annehmen, daß sich die aus der Sohle entspringenden Fäden polsterförmig häuften. So wäre Myriactis entstanden, von hier könnte dann der Weg über Corynophlaea zu Leathesia führen, auf der anderen Seite käme man dann zu Cylindrocarpus und zu Microcoryne und von dieser aus wäre die Verbindung mit Castagnea, Eudesme, Mesogloea u. a. zu suchen. Das alles läßt sich hören, und doch möchte ich die Frage stellen, ob man nicht die

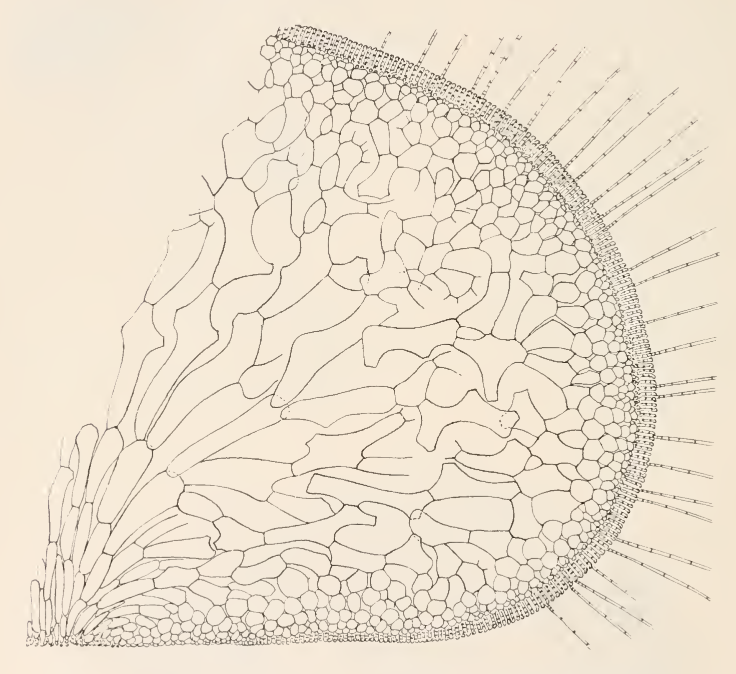


Fig. 319. *Leathesia difformis*. Orig. Kuckuck. Schnitt durch das Polster.

Mesogloeaceen an den Anfang stellen und dann die Corynophlaeaceen als reduzierte Formen betrachten solle. Auch das läßt sich verteidigen. Ich neige aber jetzt eher der Auffassung zu, die ich schon auf S. 4 andeutete: sie haben einen verschiedenen Ursprung. Was hindert uns Eudesme und seine Verwandten direkt von Ectocarpus granulosus (Fig. 293) oder Ect. irregularis (Fig. 294) herzuleiten? Die Jugendstadien von Castagnea (Fig. 309) sehen ihnen doch unglaublich ähnlich. Und kann Ect. paradoxus nicht, wie das auch Kuckuck will, den Übergang zu Myriactis vermitteln? Die unzureichende Kenntnis der Gattung Ectocarpus selber hindert einstweilen noch eine endgültige Antwort.

Myrionemaceae.

In der Gruppe der Mesogloeaceen und Corynophlaeaceen nehme ich gern eine rückläufige Entwicklung an, weil es dann nicht schwer fällt, die Myrionemen glatt anzureihen. Das Verbindungsglied ist SAUVAGEAUS Strepsithalia. Die basalen Fäden dieser Alge kriechen auf Helminthocladia, Liagora u. a. In bestimmten Abständen entsenden sie zum Substrat senkrechte Äste, welche (Fig. 321) die bekannten Zweigbüschel mit Haaren und Sporangien tragen. Die Büschel sind namentlich bei jungen Pflanzen deutlich getrennt, können aber auch so dicht stehen, daß das Ganze zu

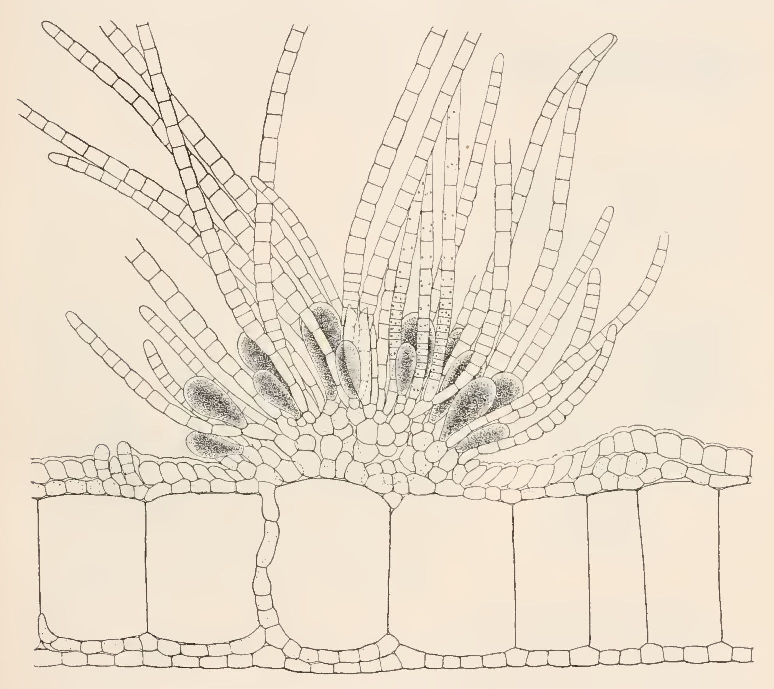


Fig. 320. *Myriactis stellulata.* Orig. KUCKUCK. Schnitt durch das Polster.

einem kleinen Polster wird, dessen ziemlich ebenmäßige Fläche die Haare überragen. Es hätte keine Bedenken unsere Gattung neben die endophytischen Formen des Cylindrocarpus zu stellen, aber ebensogut finden sie hier ihren Platz.

Als eine kondensierte Strepsithalia kann man wohl die Gattung Myrionema (s. SAUVAGEAU) auffassen. Myr. vulgare bildet wie verschiedene Algen eine scheibenförmige pseudoparenchymatische Sohle, deren Zusammensetzung aus Einzelfäden indes noch immer deutlich ist — das Ganze wächst fast genau wie Coleochaete soluta. Aus der Sohle erheben sich, vom Zentrum her beginnend, neben den üblichen Haaren vertikale Assimilationsfäden mit der schon mehrfach erwähnten Stellung der verschiedenartigen

Sporangien (Fig. 322). Eine seitliche Entstehung der plurilokulären Sporangien ist in Fig. 322, *1* noch erkennbar.

Nach SAUVAGEAU gibt es aber neben der eben erwähnten Form von Myrionema vulgare andere, bei welchen die Haare und Assimilatoren fast oder völlig unterdrückt sind. Das ist schon in Fig. 322, *3* sichtbar, aber noch weiter gegangen ist die Rückbildung in dem durch Fig. 322, *2* wiedergegebenen Fall. Hier sitzen die plurilokulären Sporangien der Sohle direkt und ohne Zwischenglieder auf. Derartige Differenzen können an demselben Individuum wahrgenommen werden.

Als vorgeschrittene Myrionemeen dürften dann die Ralfsien Fig. 322, *4—6*) aufzufassen sein, jene dunklen, auf Steinen, Muschelschalen usw. nicht seltenen Krusten, welche an der Wassergrenze emergierend als schwarze Streifen makroskopisch bemerkt werden. Hier liegt eine kompakte parenchymatische Sohle vor, welche nach dem Muster der Coleochaete scutata ein normales Randwachstum zeigt. Die Kruste wird aber mehrschichtig, indem sich aus der eigentlichen Sohle Zellreihen vertikal aufwärts erheben (Fig. 322, *6*). Diese sind zwar parenchymatisch verbunden, lassen sich aber noch deutlich auf Einzelfäden zurückführen, wie das u. a. aus der eingesenkten Stellung der Haare hervorgehen dürfte (Fig. 322, *4*). Die Parenchymreihen gehen später unter Abhebung einer kutikuloiden Schicht an ihrer Spitze in getrennte Assimilatoren über, welche meistens nur unilokuläre Sporangien (Fig. 322, *4*) in bekannter seitlicher Stellung führen. BATTERS und KUCKUCK fanden jedoch auch an einigen Ralfsia-Arten neben solchen die plurilokulären Sporangien (Eig. 322, *5*) in Terminalstellung.



Fig. 321. *Strepsithalia Liagorae* n. SAUVAGEAU.

Damit bestätigt sich die Richtigkeit der von REINKE vertretenen Auffassung, daß Ralfsia sich den Myrionemaceen anreihe.

Nach den Erfahrungen an Myrionema liegt es nun nahe, wie das auch viele Autoren tun, Ascocyclus u. a. hier anzuschließen, alle jene Formen, welche aus der Sohle direkt oder auf verschieden langen vertikalen Fäden plurilokuläre Sporangien hervortreten lassen. Obwohl hier spezifische Assimilationsfäden niemals gebildet werden, ist eine derartige Ableitung zweifellos möglich unter Berücksichtigung der auch bei Myrionema vorkommenden Reduktionen (Fig. 322, *2*). Da man aber bislang unilokuläre Sporangien bei Ascocyclus usw. nicht fand, wird man wohl eine endgültige Entscheidung nicht eher treffen können, als bis man über diese definitiv im klaren ist,

und so glaube ich zunächst an der oben (S. 25) gegebenen Ableitung des Ascocyclus usw. direkt von den Streblonemen festhalten zu sollen.

Elachistaceae.

Die Gruppe kann man wohl am besten als Parallelreihe zu den Corynophlaeaceae bezeichnen, namentlich die Polsterformen derselben wiederholen sich hier. Es tritt aber ein Unterschied sofort hervor: die farblosen Haare fehlen fast immer, sie sind ersetzt durch lange, intensiv gefärbte Fäden

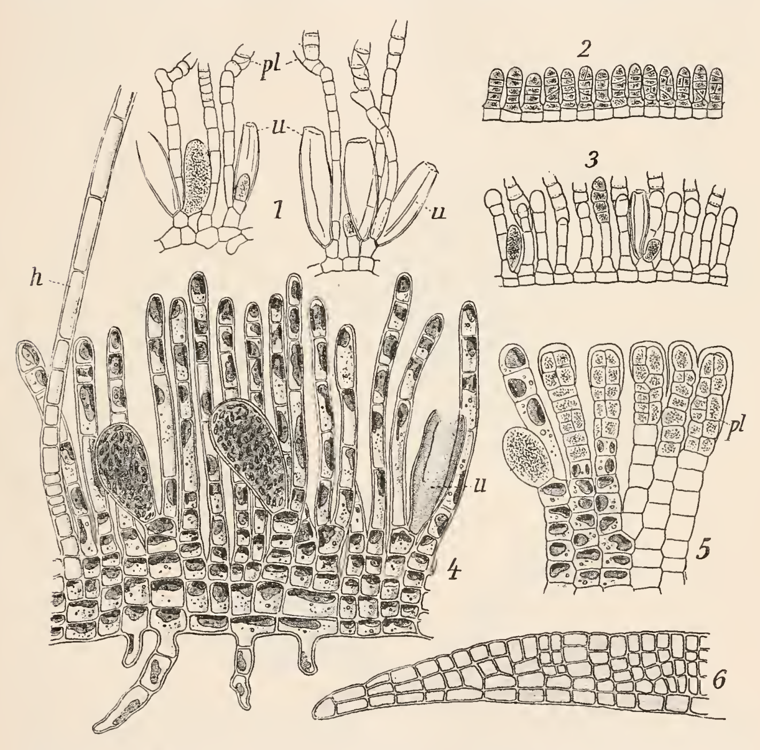


Fig. 322. *1—3 Myrionema vulgare* n. Sauvageau. *4—6 Ralfsia clavata* n. Reinke's Atlas u. Kuckuck. Thalluslängsschnitte. *h* Haare. *pl* plurilokuläre, *u* unilokuläre Sporangien.

oder analoge Organe, und so erhalten wir in der Regel kurze, bisweilen keulenförmige und daneben lange fädige Assimilatoren, welche die ersteren weit überragen (Fig. 323 u. 324). Leptonema, Halothrix, Elachistea sind die Hauptvertreter.

Reinkes Leptonema stellt kurze, lockere Räschen dar (Fig. 329, *1*). Von einer unregelmäßigen Sohle erheben sich mäßig zahlreiche, nach oben hin völlig unverzweigte Fäden. Diese wachsen zunächst durch Teilung der Zellen im ganzen Fadenverband in die Länge, bald aber hört dies allgemeine Wachstum auf, und es bleibt nur ein interkalarer Vegetationspunkt

an der Basis der langen Fäden übrig. Wie lange derselbe tätig ist, ersehe ich aus Reinkes Angaben nicht, doch gehen aus ihm zunächst Zweige hervor, welche wie die primären wachsen und welche sich wiederum an der Basis verzweigen. Schließlich bilden gewisse Büschel unilokuläre Sporangien aus dem basalen Vegetationspunkt (Fig. 323, *4*). Andere Büschel bilden plurilokuläre Sporangien an den Spitzen der langen Fäden (Fig. 323, *3*). Bei Leptonema fasciculatum var. flagellare (Fig. 323, *5*) stehen solche ein-

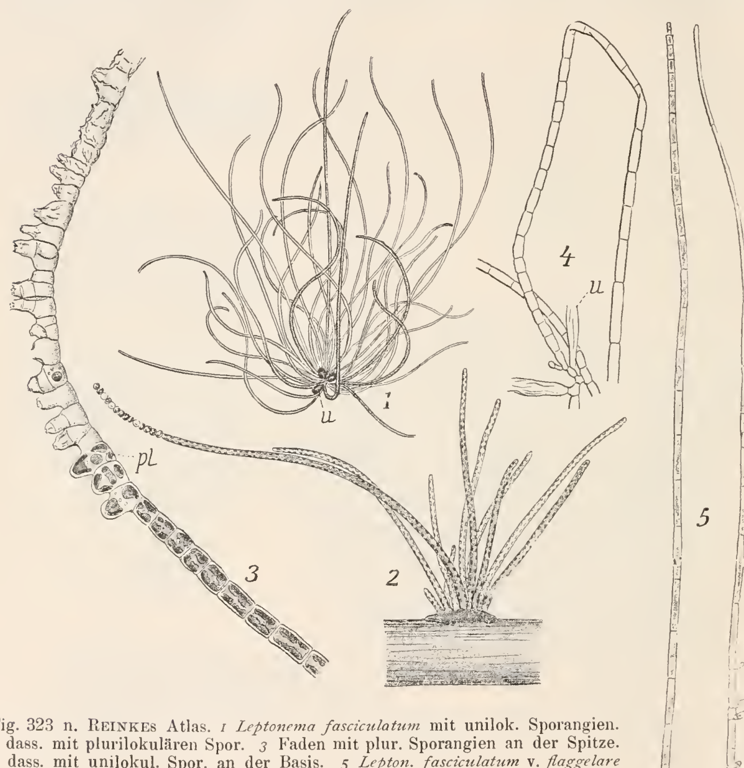


Fig. 323 n. Reinkes Atlas. *1 Leptonema fasciculatum* mit unilok. Sporangien. *2* dass. mit plurilokulären Spor. *3* Faden mit plur. Sporangien an der Spitze. *4* dass. mit unilokul. Spor. an der Basis. *5 Lepton. fasciculatum* v. *flaggelare* mit plurilok. Spor.

fach seitlich wie bei vielen Ectocarpeen, bei den anderen Formen werden die ganzen oberen Fadenzellen zum gleichen Zweck aufgebraucht, doch ist hier genau so wie bei Eudesme ihre Entstehung aus seitlichen Organen immer noch angedeutet.

Halothrix lumbricalis Reinke wächst im wesentlichen wie Leptonema. Aus einer mehr oder weniger zusammenhängenden Sohle (Fig. 324) erheben sich lange farbige Fäden, welche sehr bald nahe ihrer Basis das übliche Meristem erkennen lassen, das hier tätiger ist als bei Leptonema. Unterhalb desselben entspringen neue Langtriebe, außerdem aber (Fig. 325) werden hypo-

meristematisch Büschel von Fäden gebildet, die offensichtlich der Assimilation dienen und man kann mit Reinke von assimilierenden Lang- (*a'*) und Kurztrieben (*a*) reden. Sporangien sind nicht bekannt; die Gametangien entstehen (Fig. 325 *pl*) durch besondere Teilungen in den langen Assimilatoren.

Symphoricoccus radians Reinke (s. a. Kuckuck Mskr.) schließt sich hier der Hauptsache nach an.

Elachistea, welche in kleinen ziemlich festen Polstern meist auf größeren Meeresalgen wächst, beginnt ihr Dasein auch mit langen von einer Sohle ausgehenden Fäden, die sich überall quer teilen, erst später wird an der Basis die übliche Teilungszone herausgebildet, die nun wie bei Halothrix arbeitet. Ohnehin kann man Elachistea auffassen als eine Halothrix, deren basale Teile gegeneinander gepreßt und durch Gallerte vereinigt sind.

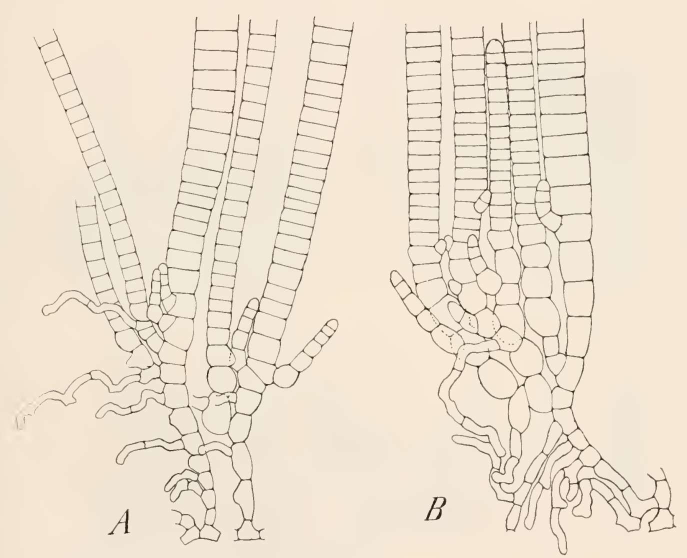


Fig. 324. *Halothrix lumbricalis.* Orig. Kuckuck. Junge Pflanzen.

Fig. 326, *3* zeigt besonders hübsch die hypomeristematische Entstehung der kurzen Seitenglieder. Schon bei den früher behandelten Gattungen ist ein Kern, d. h. ein Zusammenschluß der unter dem Teilungsgewebe liegenden Fadenmassen, zu erkennen. Bei Elachistea wird jener durch die starke Tätigkeit des Meristems gewaltig entwickelt und so resultiert ein festes, farbloses „Mark“, das von einer Schicht palissadenartiger kurzer Assimilatoren überdeckt wird (Fig. 326, *2*, *a*). Die langen farbigen Fäden ragen daraus weit hervor (*a'*). Die unilokulären Sporangien sitzen endständig auf kurzen Trieben (Thuret), die plurilokulären, welche nur selten gefunden wurden (Gran, Rosenvinge, Kuckuck Mskr.) folgen dem Beispiel des Leptonema. Bei Elachistea neglecta aber fand sie Kuckuck bereits an ganz jungen Stadien, sie erheben sich hier (Fig. 326, *3*) auf dünnen Ästen aus der Sohle. Im Winter gehen bei den Elachistea-Arten des Nordens die langen Assimilatoren zugrunde, die Polster bleiben als unansehnliche

Masse zurück, um im nächsten Jahre neue Fäden und wohl auch Sporangien zu entwickeln.

KUCKUCK schließt in seinem Manuskript an Elachistea noch die neue Gattung Philippia (Elachistea australis) an. Die in Fig. 327 wiedergegebenen Fäden schließen nicht so fest zusammen wie diejenigen von Elachistea; im übrigen ist der Aufbau grundsätzlich der gleiche wie bei dieser. Ich hätte die Abbildung kaum wiedergegeben, wenn KUCKUCK nicht gerade diese Form als den Anfang der Elachistea-Reihe betrachtete. Er will sie damit an gewisse Ectocarpus-Arten mit basalem Vegetationspunkt anschließen (E. paradoxus u. a.). Ich vermag seine Auffassnng nicht ganz zu teilen und glaube eher, die Entwicklung habe den umgekehrten Weg genommen. Doch — chi lo sa!

Spermatochnaceae.

Myriocladieae.

Myriocladia (KUCKUCK Mskr.) erinnert in ihrem Scheitel ganz und gar an Mesogloea, wir finden (Fig. 328) einen Leitfaden, der sich durch interkalare Teilungen verlängert. Hier wie dort wird er durch einen langen Assimilationsfaden gekrönt. In der Entwicklung wird aber ein anderer Weg eingeschlagen: der Leitfaden dominiert dauernd und bleibt als solcher leicht sichtbar (Fig. 329), weil seine Verzweigung eine ganz andere ist. Die Gliederzellen des Hauptfadens bilden wirtelig gestellte Seitenorgane, diese sind (Fig. 328)

Fig. 325. *Halothrix lumbricales* n. REINKES Atlas. *a* kurze, *a'* lange Assimilatoren. *pl* Gametangien.

teils dünne Kurztriebe, welche zu Assimilatoren werden, teils dickere Langtriebe. Letztere legen, soweit ich KUCKUCK verstehe, sich dem Zentralfaden nach oben hin an und bilden so eine Hülle um ihn, entsenden aber außerdem aus ihrer Basalzelle abwärts wachsende Berindungsfäden, die weiterhin dafür sorgen, daß die Umhüllung der Hauptachse verstärkt und gefestigt wird (Fig. 329). Aus den Basalzellen der verschiedenen Seitenzweige können noch dünnere farbige Fäden hervorgehen, welche bald direkt zu Assimilatoren-Büscheln mit Sporangien werden, bald aber auf den dickeren Fäden entlang kriechen, um sich erst später nach auswärts zu verzweigen und Büschel zu entfalten (Fig. 329).

Acrotricheae.

Acrothrix gracilis von Kylin zuerst beschrieben, besitzt nach diesem wie nach Kuckucks Notizen den Zentralfaden der Mesogloeen, doch ist dieser wirtelig verzweigt wie bei Myriocladia. Die Wirteläste sind Kurztriebe, welche in Assimilatoren ausgehen und später auch Sporangien bilden. Die Epibasalzelle trägt ventral ein farbloses Haar in ganz augenfälliger Stellung (Fig. 330). Von den Basalzellen der Seitenzweige gehen Berindungsfäden. sowohl nach abwärts wie nach aufwärts, aus. Die aufwärts gerichteten sind kürzer (Fig. 330). Freilich paßt der Ausdruck Berindungs-

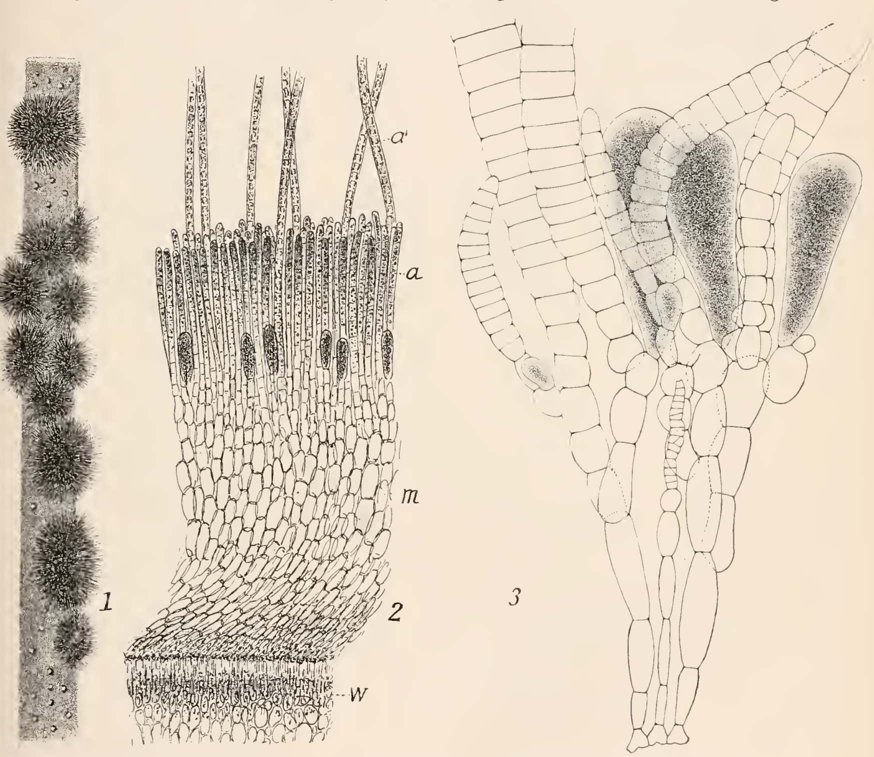


Fig. 326. *1* u. *2* *Elachistea scutulata* n. Thuret. *1* Polster auf den Riemen dei *Himanthalia*. *2* Längsschnitt durch ein Polster. *3* *Elachistea neglecta*. Orig. Kuckuck. *w* Gewebe der Wirtspflanze. *m* „Mark". *a* kurze, *a'* lange Assimilationsfäden.

fäden nicht ganz, es handelt sich um dicke, weitlumige Zellen, welche die Hauptachse einhüllen. Daß sie aber wachsen, wie bei vielen Algen die Berindungsfäden, zeigen die Pfeile in Kuckucks Figur. So entsteht zunächst ein dicker einschichtiger Mantel um den Zentralsipho, jener wird später verstärkt, indem von den zweiten Basalzellen der Wirteläste, wie auch von den dicken Rindenzellen, kleinzellige Fäden ausgehen, welche dicht zusammenschließen und nach auswärts Assimilatoren usw. hervorgehen

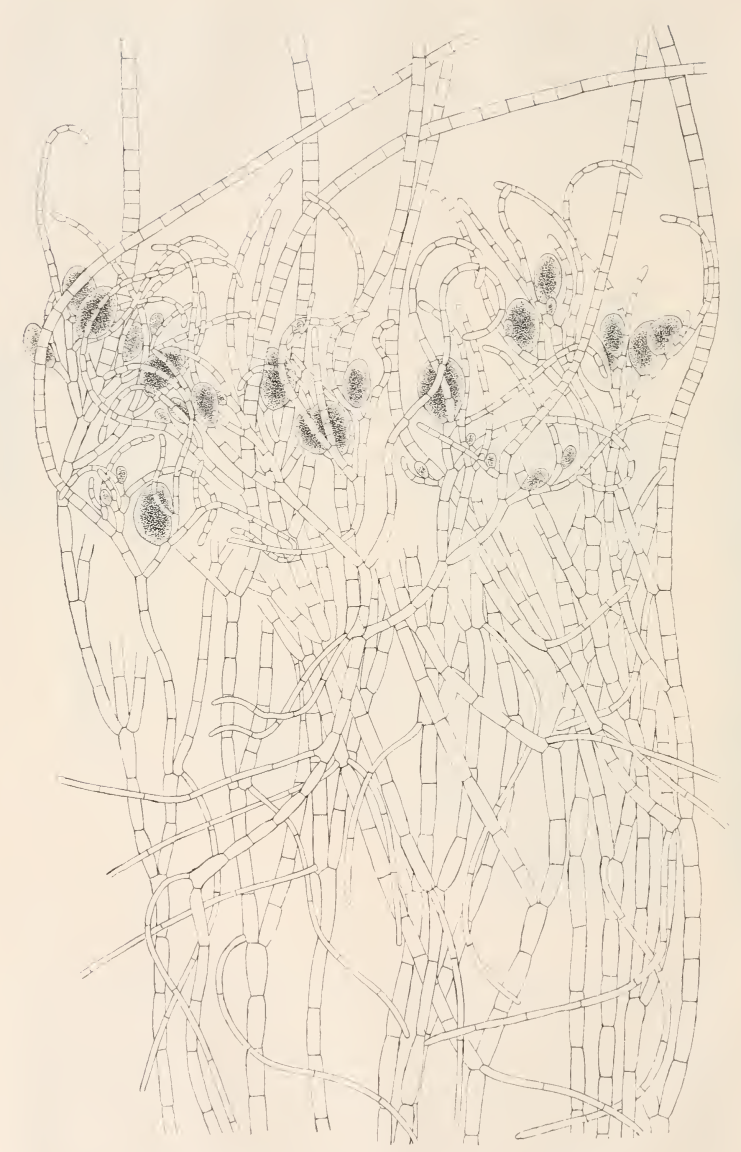


Fig. 327. *Philippia australis.* Orig. KUCKUCK. Längsschnitt.

lassen (Fig. 331). Die Haarspitze des Zentralfadens geht allmählich verloren, dabei bleibt die teilungsfähige Zone (Fig. 331, *a*) noch ziemlich lange erhalten.

Spermatochneae.

Nemacystus Derb. et Sol. stimmt nach Kuckuck (Mskr.) weitgehend mit Acrothrix überein. Die Hauptachse (der Zentralsipho) trägt an jedem Glied wirtelig gestellte Kurztriebe, welche auf ihrer epibasalen Zelle wieder ein Haar führen (Fig. 332), das nunmehr für alle hier noch zu behandelnden Vertreter charakteristisch wird. In dem Maße, als die Gliederzellen sich strecken, verlängern sich auch die Basalzellen der Wirtelälste und schaffen eine großzellige Berindung. Diese wird ganz wie bei Acrothrix verstärkt durch kleinzellige Berindungsfäden, welche sich den inneren Teilen auflegen und auch nach außen Assimilatoren mit Sporangien liefern. Die primären wirteligen Äste sind deshalb später nicht mehr unterscheidbar.

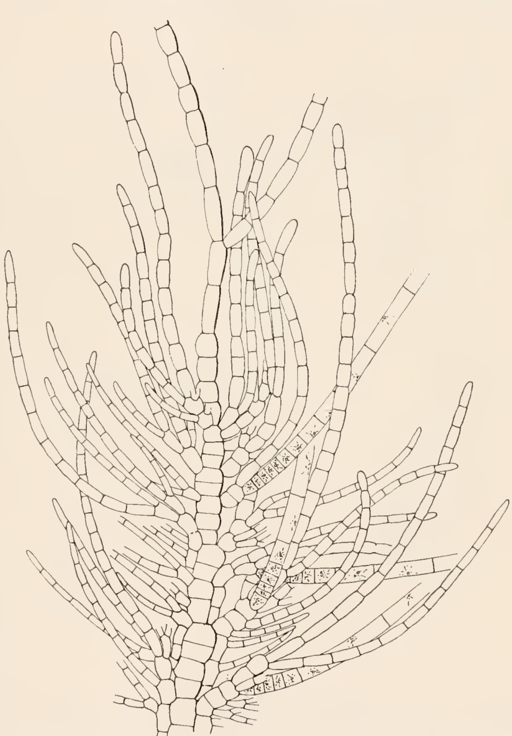


Fig. 328. *Myriocladia Lovenii.* Orig. Kuckuck. Sproßspitze.

Hätten wir den Scheitel von Nemacystus nicht, so würden wir die Gattung wohl mit Acrothrix vereinigen, das geht aber deswegen nicht, weil jener mit einer typischen Scheitelzelle wächst (Fig. 332). Dieselbe ist gerundet und gliedert Segmente ab wie jede andere. Damit ist aber ein äußerst willkommener Übergang zu Sporochnus und seinen Verwandten gegeben und es wird die von Reinke vertretene Auffassung voll bestätigt, wonach sich ein Übergang vom trichothallischen zum normalen Scheitelwachstum in dieser Gruppe vollzogen hat.

Den Typus derselben stellt wohl Spermatochnus paradoxus Roth dar (Fig. 333). Die Pflanze bildet scheinbar dichotom verzweigte bis 1 mm dicke Fäden. Ein axiler Schnitt zeigt wieder den monosiphoren Zentralfaden, welcher mit einer Scheitelzelle endigt. Deren Segmente erfahren keine weiteren Querteilungen, jedes von ihnen produziert vier (selten fünf) primäre Wirteläste, die sich bald als Assimilatoren zu erkennen geben

(Fig. 333, *5a*). Die genannten Seitenorgane bilden sich sukzedan, wie aus Fig. 333, *3* leicht ersichtlich, sie haben gekreuzte Stellung.

Unterhalb der Assimilatoren — primäre mögen sie heißen — strecken sich die Segmente des Leitfadens und fast gleichzeitig gehen aus der Basalzelle der ersteren (*b* Fig. 333, *5*) Ästchen hervor, die nach abwärts am Zentralfaden entlang wachsen. Das sind wieder Berindungsfäden, die auch hier zu einem vollkommenen Mantel zusammenschließen.

Späterhin wird nun die Rindenschicht verstärkt; das geschieht einerseits durch Fäden, welche aus der epibasalen Zelle der Assimilatoren hervorgehen (*epb* Fig. 333, *6*), andererseits aber und hauptsächlich durch wiederholte Tangentialteilungen in der primären Rindenschicht (bei *r*, Fig. 333, *4*). REINKE zählte bis zu sieben Rindenlagen.



Fig. 329. *Myriocladia Lovenii.* Orig. KUCKUCK. Längsschnitt des Sprosses.

Die ganze Rinde hebt sich später vom Zentralfaden ab; dieser ist nunmehr zunächst von Schleim mantelförmig umgeben (*schl* Fig. 333, *7*, *8*). erst dann folgt die Rinde. Letztere steht mit dem Zentralfaden nur noch durch die primären Wirteläste in Verbindung (Fig. 333, *7*, *8*).

Betrachtet man jetzt den Sproß, mäßig vergrößert, von außen, so erhält man das Bild der Fig. 333, *2*. Aus der pseudoparenchymatischen Rinde ragen die primären Assimilationsfäden hervor. Diese letzteren aber werden späterhin, wenn die Fruktifikation beginnen soll, abgeworfen, meistens mitsamt dem Haar, welches aus den epibasalen Zellen schon sehr zeitig hervorgeht (Fig. 333, *5*, *6*, *h*). Es bleiben nur die in der Rinde steckenden Zellen der Assimilatoren (Wirteläste), d. h. die basale und epibasale übrig (Fig. 333, *8*, *b*, *epb*). Erstere hat sich stark verlängert, letztere aber produziert jetzt Haare (*h'*), sekundäre Assimilationsfäden (*a'*), und schließlich an der Basis der letzteren unilokuläre Sporangien. Diese sind ihrer Entstehung gemäß zu Gruppen (Sori) vereinigt, welche durchaus gesetzmäßig angeordnet sind, entsprechend der Stellung der primären Assimilationsfäden.

Späterhin freilich entstehen an den älteren Sproßteilen an ganz beliebigen Stellen der Rinde Assimilatoren und Haare, die man als tertiäre bezeichnen kann (*a''*, *h''*, Fig. 333, *8*), und in Verbindung mit diesen auch Sori.

Hierher gehört auch zweifellos die von LIFE bearbeitete „Chordaria“, (Mesogloea) divaricata. (KUCKUCK Mskr., s. auch REINKES Atlas).

Stilophora und Halorrhiza haben nicht einen, sondern mehrere Achsenfäden. Diese schließen bei Stilophora (Fig. 334, *2*) überall fest aneinander, bei Halorrhiza aber liegen sie an ihren Spitzen ganz frei (Fig. 334, *3*). REINKE gab nun an, daß die kuppenförmigen Spitzenzellen nicht als Scheitelzellen anzusprechen seien, die Teilungen sollten sich in den unter ihnen liegenden Zellen vollziehen. Allein KYLIN, wie auch KUCKUCK erklären, das sei unzutreffend, auch hier seien normale Scheitelzellen vorhanden. Die Vorgänge der Berindung usw. sind bei Stilophora und Halorrhiza ganz ähnlich wie bei Spermatochnus (Fig. 334, *1*), nur sind die



Fig. 330. *Acrothrix gracilis.* Orig. KUCKUCK. Längsschnitt des Sprosses. *a* terminales Haar.

Fig. 331. *Acrothrix gracilis.* Orig. KUCKUCK. Längsschnitt des Sprosses. *a* teilungsfähige Zone.

Teilungen nicht ganz so regelmäßig; ich verweise dieserhalb auf REINKE und bemerke nur, daß die primären Assimilatoren nicht so regelmäßig stehen und daß die Sori scheinbar aus beliebigen Zellen hervorbrechen. Schon bei Stilophora ist die Neigung vorhanden, schließlich große Teile der Rinde zur Bildung der Sori zu verwenden, das wird bei Halorrhiza weiter getrieben, indem an den fruktifizierenden Exemplaren die ganze Oberfläche der Sprosse von Assimilatoren und Sporangien überzogen ist.

Bei den meisten der behandelten Gattungen herrscht die Neigung, die zentralen Elemente voneinander zu trennen. Daraus resultiert dann entweder ein mittlerer Hohlraum oder es ergeben sich, durch den ganzen Sproß zerstreut, isolierte Längsfäden. Diese stehen nur noch an wenigen Stellen miteinander in Querverbindung, sie sind in Schleim- resp. Gallertmassen eingebettet, und außerdem bemerkt man, namentlich in den unteren Thallusteilen, zwischen ihnen kleinere Zellen, das sind Hyphen, welche an beliebigen Zellen entspringen und dann abwärts wachsen. Viele von ihnen treten unten hervor und bilden die Haftscheibe.

Desmarestiaceae.

Die Gruppe ist nicht ganz leicht unterzubringen, ich setze sie einmal versuchsweise in die Nähe der Stilophoreen auf Grund ihres interkalaren Vegetationspunktes und ihrer Berindung, KUCKUCK plazierte sie ähnlich. Es muß hier aber auch wieder auf Ectocarpeen, z. B. Ect. granulosus (S. 8, Fig. 292), hingewiesen werden.

Desmarestia und Arthrocladia bilden bisweilen 1—2 m lange, reich verzweigte Sproßsysteme (Fig. 335). An den relativen Hauptästen sind die langen Seitenzweige (Langtriebe) ursprünglich zweizeilig gestellt, doch kommen häufig nachträgliche Verschiebungen vor. An den Langtrieben entwickeln sich zahlreiche Kurztriebe, diese sind bei Desmarestia stets zweizeilig, bei Arthrocladia dagegen wirtelig angeordnet. Vielen Botanikern werden diese Kurztriebe nur in Gestalt der knorpeligen „Dornen“ bekannt sein, welche der Desmarestia aculeata (Fig. 335, *2*) den Namen gegeben haben. In diesem Entwicklungsstadium findet man sie auch im Hochsommer und Herbst, vom Januar dagegen bis in den Sommer steht an Stelle der Dornen und außerdem an alten Langtriebspitzen ein dichtes Büschel langer, farbiger Fäden (Fig. 335, *1*). Um diese Zeit findet auch, wie besonders SÖDERSTRÖM und JÖNSSON betont haben, das Wachstum statt. Über dieses gab zuerst JANCZEWSKI klare Auskunft, seine Angaben wurden ergänzt durch FALKENBERG, REINKE und die beiden eben genannten Autoren.

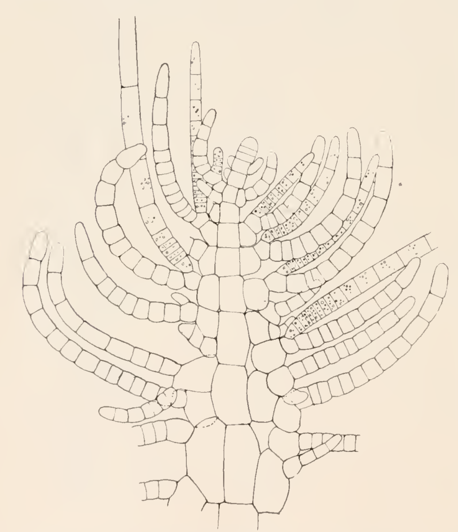


Fig. 332. *Nemacystus ramulosus.* Orig. KUCKUCK. Sproßspitze.

Unter dem Mikroskop lösen sich die Fadenbüschel auf in ein System monosiphoner Fiederäste (Fig. 335, *3*, *4*, *5*); man erkennt einen Zentralfaden (*c*), welcher zahlreiche Seitenäste in zweizeilig opponierter Stellung trägt: jede Gliederzelle liefert deren zwei. In der Nähe der Büschelbasis (bei *iv*, Fig. 335, *3*, *5*) erkennt man eine interkalare Teilungszone, diese liefert nach oben wie nach

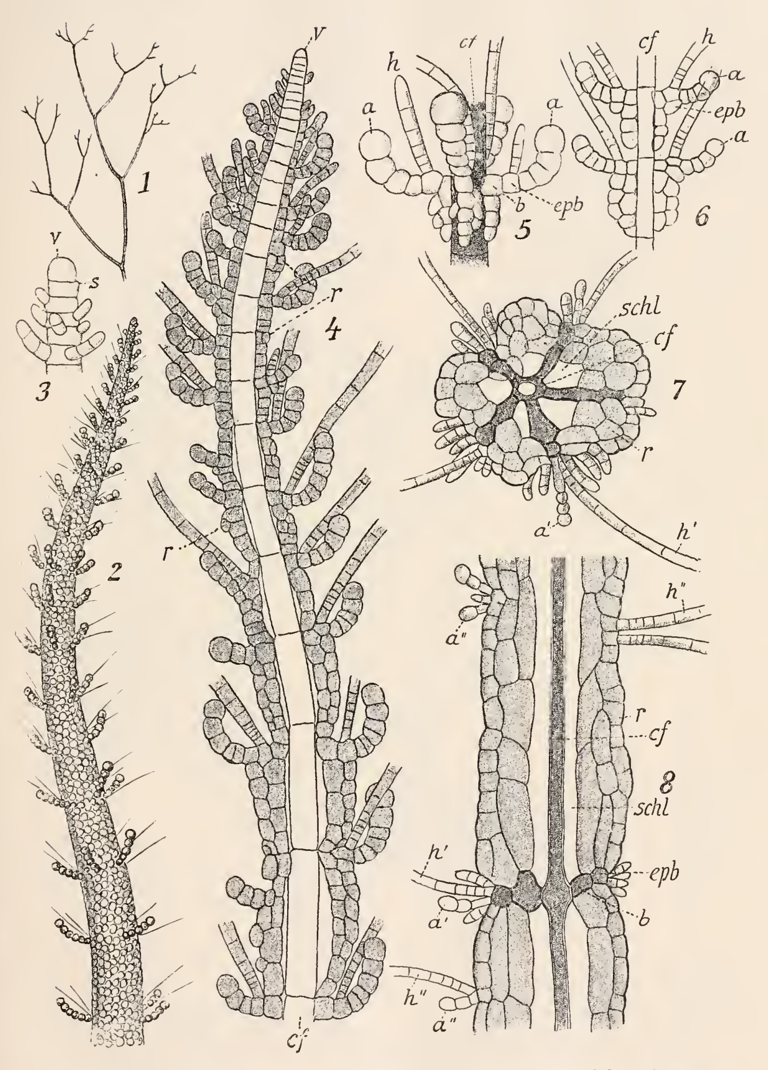


Fig. 333. *Spermatochnus paradoxus* n. REINKEs Atlas. *1* Habitusbild. *2* |Sproßspitze von außen. *3* Vegetationspunkt. *4* Sproßspitze im Längsschnitt. *5* Zentralfaden (*cf*) mit primärem Astwirtel und beginnender Berindung. *6* dass. im Längsschnitt. *7*, *8* Quer- resp. Längsschnitt durch einen älteren Sproß. *v* Scheitelzelle. *s* Segment. *cf* Zentralfaden. *schl* schleimführender Hohlraum. *h*, *h'*, *h''* Haare. *a*, *a'*, *a''* Assimilatoren. *r* Rinde. *b* Basalzelle. *epb* Epibasalzelle.

unten neue Gliederzellen, aus welchen dann natürlich auch Seitensprosse hervorgehen (Fig. 335, *5*). Da die jungen Gliederzellen noch eine Zeitlang teilungsfähig sind, können jüngere Seitenzweige zwischen etwas ältere eingeschoben werden (Fig. 335, *3*).

Die Fiederzweige besitzen auch ihrerseits an ihrer Basis einen interkalaren Vegetationspunkt (Fig. 335, *4*), welcher wieder Fiedern höherer Ordnung liefern kann. Aus den der Hauptachse angrenzenden Zellen brechen Zweiglein hervor, welche sich bald als Berindungsfäden zu erkennen geben (Fig. 335, *3—4*). Diese, anfangs getrennt, schließen zu einer einschichtigen Rinde zusammen, und

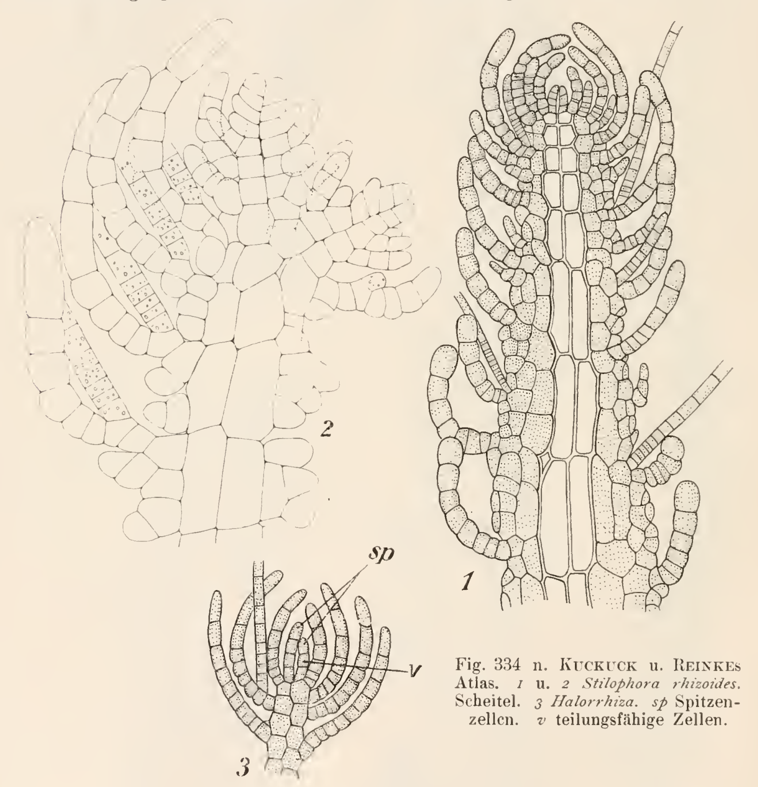


Fig. 334 n. Kuckuck u. Reinkes Atlas. *1* u. *2* *Stilophora rhizoides*. Scheitel. *3* *Halorrhiza*. *sp* Spitzenzellen. *v* teilungsfähige Zellen.

solche wächst nun, oft rapide, zu vielzelligen Lagen heran, welche die Zentralachse dicht einhüllen (Fig. 335, *3*, *5*, *6*). Die Außenschichten dieser Rinde sind farbig und wirken demgemäß, die inneren sind fast ohne Chromatophoren.

Von den primären Seitenachsen gehen manche (Fig. 335, *5 f*) sehr rasch zugrunde, ihre Stümpfe werden von der Rinde überwallt, andere sind wachstumsfähiger, ihr basaler, interkalarer Vegetationspunkt schiebt sich in dem Maße nach auswärts als die Rinde dicker wird (Fig. 335, *4*, *5*); er bleibt auch weiterhin tätig und liefert entweder die dornigen Kurztriebe oder bei andauernder Aktion die Langtriebe.



Fig. 335. *1 Desmarestica aculeata* im Frühjahr. Orig. *2* dieselbe im Herbst. Orig. *3* dieselbe; wachsende Region n. REINKE. *4 Arthrocladia villosa*; Stück des Zentralfadens (*c*) mit Seitensprossen und Berindungsfäden (*r*) n. FALKENBERG. *5 Desmarestia ligulata*; wachsende Region n. dems. *6 Demarestia aculeata*; Querschnitt. *7 Phaeurus antarcticus* n. SKOTTSBERG. *iv* interkalarer Vegetationspunkt. *r* Rinde u. Rindenfäden. *c* Zentralfaden. *h* Hyphen. *f* hinfällige Seitenglieder. *a* Assimilatoren.

Die Pflanzen sind mehrjährig, bei Beginn der neuen Jahresperiode wachsen nicht bloß die normalen Langtriebe weiter, sondern es können auch aus deren Achseln Sprosse hervortreten. Es handelt sich wohl um „ruhende Augen", deren Entstehung noch nicht ganz klar ist.

Der Bau der Rinde kann durch Hyphen, durch besondere assimilierende Zellen in der Nähe der Zentralachse recht bunt werden — s. Jönsson.

Skottsbergs Phaeurus ist einfacher gebaut. Der Zentralfaden ist an seinem Ende unverzweigt (Fig. 335, *7*) besitzt aber auch die interkalare Wachstumszone. Unterhalb derselben entstehen zahlreiche wiederum einfache Seitenäste, welche als Assimilatoren wirken. An deren Basis bilden sich Berindungsfäden, welche durch Teilung usw. eine der Desmarestia ähnliche, wenn auch nicht so dicke Rinde bilden. Die Assimilatoren werden von ihr an der Basis umschlossen und wachsen mit, weil sie ja ihre Meristemzone behalten haben. Sie überziehen die Langtriebe dauerend mit einem dichten Pelz.



Fig. 336. *Nereia Montagnei.* *1* Sproßstück, schwach vergr. Orig.

Als Fortpflanzungsorgane wurden bislang nur unilokuläre Sporangien sicher nachgewiesen. Bei Arthrocladia wandeln die letzten Auszweigungen der Fadenbüschel einige oder alle Zellen zu Sporangien um. Ein einzelnes sporangientragendes Zweiglein sieht kaum anders aus als ein beliebiger Ectocarpus oder eine Pilayella. Auch bei Desmarestia können nach Johnson die über den interkalaren Vegetationspunkten gelegenen Gliederzellen der primären und sekundären Achsenfäden zu Sporangien werden, häufiger werden die peripheren Zellen der Rinde (nachdem sie noch eine Teilung erfuhren) in solche umgewandelt; so sahen es Thuret, Kuckuck, Rosenvinge, Johnson.

Sporochnaceae.

Nereia, Sporochnus, Carpomitra, Bellotia und Perithalia gehören hierher. Es handelt sich um Sprosse, die gewöhnlich in einer Ebene verzweigt sind und an den Enden aller Triebe auffallende Büschel farbiger Fäden („Haare") tragen. Bei Sporochnus (Fig. 336). Bellotia u. a. lassen sich Lang- und Kurztriebe leicht unterscheiden, bei Nereia (Fig. 341) und Carpomitra ist diese Differenz zum mindesten keine scharfe. Die Gruppe ist von Agardh, Harvey, Kjellman systematisch behandelt, Johnson gab einige Daten über das Wachstum, einen klaren Überblick über den Aufbau gewinnt man aber erst aus der Kenntnis der Keimpflanzen heraus, die uns Berthold und vor allem Kuckuck demonstrieren. Auf die Manuskripte dieser beiden Forscher, die ich benutzen durfte, gründet sich die folgende Darstellung in erster Linie.

Das Gewebe der erwachsenen Sprosse von Nereia und Sporochnus, wohl auch der anderen weniger untersuchten Gattungen besteht in der

Mitte aus großen, farblosen und langgestreckten Zellen, die derbe Längswände aber zarte Querwände haben. Nach außen werden die Zellen kürzer, sie besitzen zahlreiche Chromatophoren und entsenden in radiärer Richtung wenigzellige Assimilatoren mit kopfig geschwollenem Ende, welche die Sporangien neben sich tragen. Fig. 337, *1* u. *2* zeigen das durchaus klar.

Das Scheitelwachstum der Sporochniden ist wohl das Seltsamste was man in der ganzen Algengruppe hat. Am Ende des Zentralkörpers werden die Enden der längs verlaufenden Fadenreihen von einer einzigen Lage kleiner Zellen gekrönt. Diese stellen das Meristem dar, welches

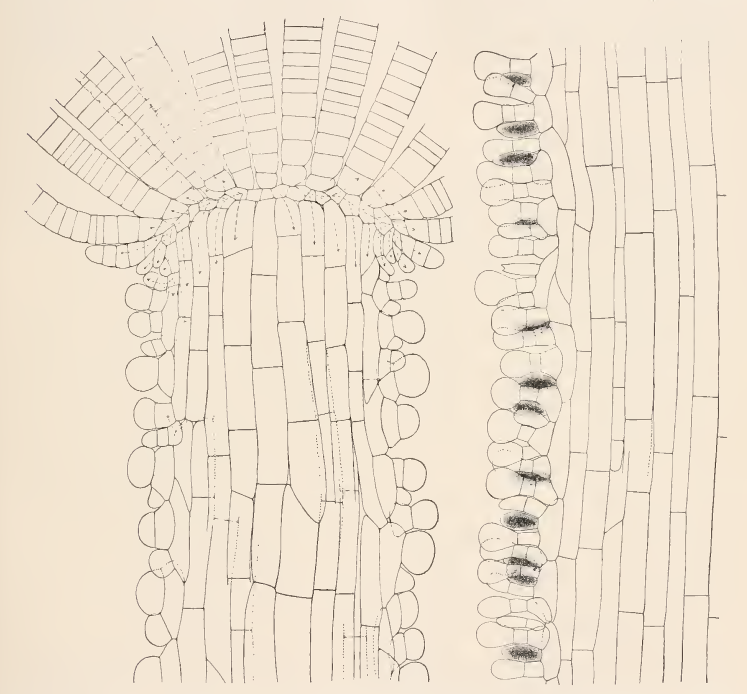


Fig. 337. *Nereia filiformis.* Orig. KUCKUCK. *1* Längsschnitt des Scheitels. *2* Längsschnitt der Rinde.

durch Teilung nach unten neue Elemente auf den Sproß aufbaut, nach oben aber die farbigen Haare liefert, die nun freilich, jedes für sich, noch einen eigenen Vegetationspunkt besitzen, der durch interkalare Teilungen für Ergänzung der Haare sorgt, wenn diese Not gelitten haben. So sind also zwei Meristeme vorhanden, die völlig unabhängig voneinander arbeiten.

Über die Verzweigung gibt Fig. 338 Auskunft. Es bleiben am Scheitel gewisse Stellen im Wachstum zurück und verzichten auf Teilungen, andere schaffen dafür umso energischer. Sehen wir von den Assimilatoren ab, so gleicht das Ganze einer sich verzweigenden Selaginella.

Ein volles Verständnis für den Wachstumsmodus unserer Gruppe gewinnen wir aber erst, wenn wir die Keimlinge verfolgen, die KUCKUCK

von Nereia vor sich hatte, nachdem schon BERTHOLD vieles gefunden. Aus der keimenden Spore geht ein aufrechter Faden hervor (Fig. 339, *1*), an welchem sich bald ein interkalares Meristem zeigt. Unterhalb desselben zeichnet sich eine Zelle aus, welche nicht bloß durch eine Längswand zerfällt, sondern sich auch nach außen vorwölbt (b_1, b_2). Aus diesen beiden Zellen sproßt zunächst ein aufwärts gerichteter Faden hervor (f_2 f_3), der zu einem Haar wird (Fig. 329, *2*). Die Basalzelle desselben aber wird durch eine horizontale (Quer-) Wand in eine obere und untere Zelle geteilt, (b_2^o b_2^u). Aus der letzteren wächst ein Faden hervor, der sich abwärts kehrt und an dem Erstlingsstiel bis auf die Unterlage hin wächst, um sich auf dieser zu verankern (Fig. 329, *3*). Die mit b_2^o bezeichnete Zelle erfährt eine Längsteilung (Fig. 339, *2*) und aus der nach auswärts gekehrten Tochter-

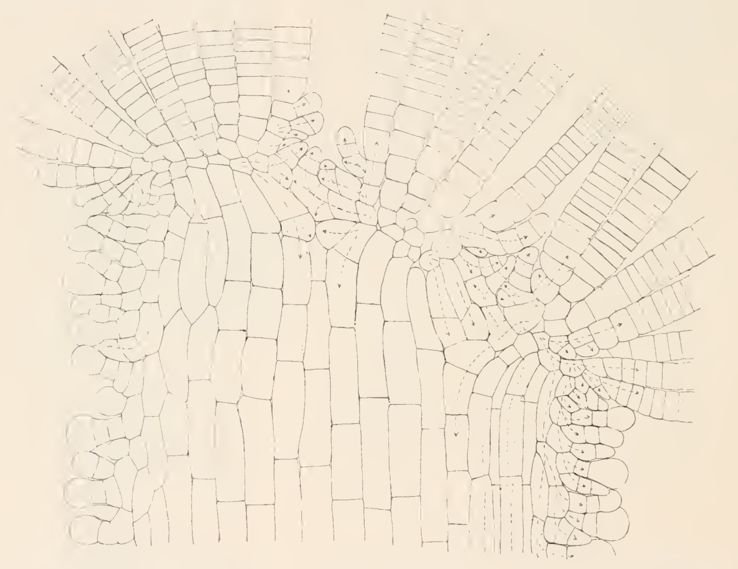


Fig. 338. *Nereia filiformis.* Orig. KUCKUCK. Längsschnitt eines verzweigten Scheitels.

zelle (+ Fig. 339, *4*) sproßt wieder ein farbiger Faden hervor, dieser läßt erneut an seiner Basis einen abwärts wachsenden Sipho erstehen. Dieses Spiel wiederholt sich so und so oft. Über den Vorgang belehren uns Fig. 339, *4* u. 340, ohne daß ich weiteres erzählen müßte; zumal die von KUCKUCK eingezeichneten Pfeile sagen mehr als viele Worte. Zusammenfassend kann man sagen: Von den mittleren Zellen b_1—b_2 usw. ausgehend wird nach oben ein ausgedehnter Schopf von Assimilatoren entfaltet, nach abwärts aber legen sich immer neue Fäden im Bogen über die primäre Achse, hüllen dieselbe ein und stellen den Zentralkörper dar, reichen aber auch so tief hinab, daß sie als Hafter den ganzen Organismus an der Unterlage festlegen können.

Sporochnus (Fig. 341) hat einen etwas anderen Wuchs als Nereia. An stark entwickelten Langtrieben stehen zahlreiche, mit langen Haar-

schöpfen endigende Kurztriebe, die in gewissen Zonen keulig verdickt sind. Trotzdem stimmt das Wachstum grundsätzlich mit dem von Nereia überein. Die Keimlinge, hier nicht ganz so lückenlos bekannt wie bei jener Gattung, zeigen (Fig. 341, *2*) auf dem Scheitel des Hauptfadens zunächst eine kleine Haargruppe, die sich (Fig. 341, *3*) auch zu einer meristematischen Scheibe (*m*) entwickelt. Nach unten werden wieder Umhüllungsfäden entsandt. Die Zuwachszone der älteren Sprosse liegt wohl etwas tiefer als bei Nereia (s. Fig. 341, *4*). Die Zellkomplexe dort bauen auf das Sproßende einfach neue Elemente auf und heben den Haarschopf empor ohne ihn zu verändern. Seitenzweige (*spr*), mögen sie sich zu Kurz- oder Langtrieben ausgestalten, werden unterhalb des interkalaren Vegetationspunktes angelegt und zwar aus einer beliebigen Rindenzelle, welche dann rasch ein Haarbüschel bildet. Die Rinde der großen Sprosse ist etwas einfacher

Fig. 339. *Nereia filiformis.* Junge Keimpflanze. Orig. KUCKUCK. $f_1 f_2$ usw. aufrechte Fäden. $b_1 b_2$ usw. Basalzellen verschiedener Ordnung. *a* primäre Achse.

als bei Nereia, sie erscheint parenchymatisch ohne Assimilatorenschicht.

Die übrigen Gattungen sind so wenig bekannt, daß sich eine Besprechung an dieser Stelle erübrigt. In allen Hauptpunkten stimmen sie jedenfalls mit den ausführlicher behandelten Vertretern der Familie überein.

Als Fortpflanzungsorgane kennt man unilokuläre Sporangien. Solche sitzen wohl bei allen Gattungen unter Bevorzugung der Basis seitlich an den Assimilatoren, so wie das Fig. 341, *6* für Carpomitra, Fig. 337 für Nereia angibt. Ihre Träger sind zu Sori vereinigt, die meist bestimmte Thallusstellen einnehmen; besonders bekannt ist, daß bei Sporochnus und Carpomitra die Enden der Kurztriebe (Fig. 341, *5*, *so*) von einem Sorus rings umschlossen werden.

Berthold nimmt eine Verwandtschaft zwischen den Sporochnaceae und Mesogloeaceae mit einigem Recht an. Man müßte voraussetzen, daß die Fäden sich am Vegetationspunkt fester vereinigten als bei Eudesme usw. und daß sie nur noch nach außen Verzweigungen bilden konnten. Fast noch mehr Ähnlichkeiten bestehen mit Myriogloea (Fig. 312), weil auch bei dieser die farblosen Haare fehlen. Wir wollen aber doch nicht verschweigen, daß die abwärts wachsenden Fäden, wie auch die Zuwachszone (unabhängig von dem trichothallischen Wachstum der Haare) etwas ganz Neues darstellen.

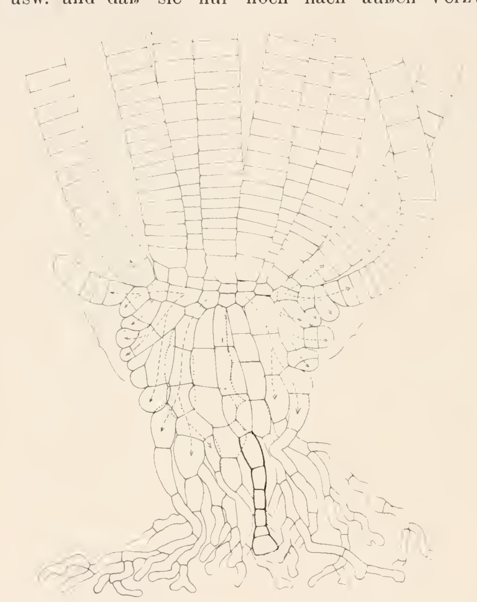


Fig. 340. *Nereia filiformis*. Orig. Kuckuck. Ältere Keimpflanzen.

Splachnidiaceae.

Die Gattung Splachnidium wurde früher gewöhnlich zu den Fucaceen gezählt. Mitchell und Whitting aber zeigten, daß dies nicht wohl zulässig sei. Die darmähnlichen Sprosse sind mäßig verzweigt. Ihre Wandung ist mehrschichtig, der große, mittlere Hohlraum wird von einigen Fäden durchzogen. Überall in die Oberfläche sind Gruben eingesenkt, welche allerdings den Konzeptakeln von Fucaceen gleichen; sie führen indes neben Haaren einfache unilokuläre Sporangien (Fig. 342). Die Gruben entstehen rings um eine birnförmige Initialzelle, doch ist nach den genannten Autoren auffallend, daß diese keinerlei Teilung erfährt. Solche vollziehen sich in der Umgebung der Initiale, und die Nachbarzellen derselben sind es auch, welche letztere unter die Sproßoberfläche hinabdrücken. Das würde stark an die Fucaceen erinnern. Auffallend ist auch, daß die nämliche Initiale am Scheitel der Pflanze wiederkehrt, der im übrigen aus gleichartigen meristematischen Zellen zusammengesetzt ist.

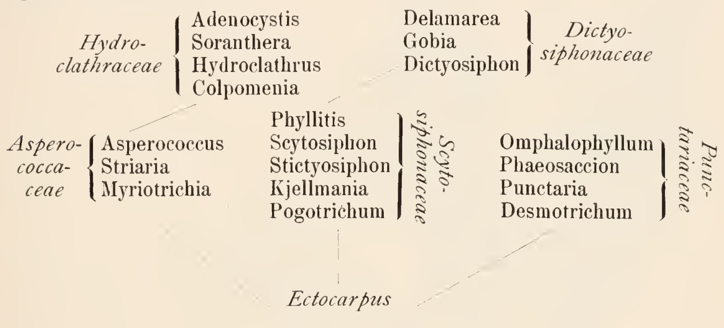
Mir scheint, die Sache bedürfe eingehenderer Prüfung. Die Initiale ist noch rätselhaft. Die Zukunft muß dann zeigen, ob Murray Recht hat, wenn er für Splachnidium eine besondere Familie schafft. — Das vorstehende schrieb ich in der ersten Auflage. Inzwischen hat Kuckuck das Rätsel der Initiale gelöst — sie ist ein grüner Epiphyt, ein Codiolum (vgl. auch Nienburgs Referat,

Ztschr. f. Bot. 1921, 13, 179). Im übrigen hatte ROE die Algen wieder zu den Fucaceen versetzt, SKOTTSBERG aber machte auf die große Ähnlichkeit der Assimilatoren und des Rindenbaus mit Chordaria, Leathesia usw. aufmerksam. KUCKUCK gibt dann unter anderem die Fig. 343. Aus dem Längsschnitt des Scheitels geht tatsächlich hervor, daß wir im wesentlichen einen Mesogloeaceen-Vegetationspunkt vor uns haben. Die Längsfäden wachsen interkalar, verzweigen sich einseitig nach auswärts, um dann aber weit auseinanderzurücken und die Zwischenräume mit Schleim zu füllen.

β) Polystiche Ectocarpales.

Aus einfachen Fäden gehen durch Teilung in der ganzen Gruppe mehr oder weniger fest zusammenschließende Gewebe hervor, die sich in den einzelnen Familien verschieden weit differenzieren.

Die hypothetischen Zusammenhänge der einzelnen Gruppen mag das folgende Schema geben:



Punctariaceae.

In seiner äußeren Gestalt bildet ein großer Teil unserer Reihe eine auffallende Parallele zu den Ulvaceen, fast alle Formen, die wir dort beschrieben, kehren hier in Braun wieder.

Den untersten Platz unter den Punctarieen nehmen zweifellos die Desmotrichum-Arten ein. Mit REINKE wählen wir Desmotrichum undulatum als Beispiel.

Die Pflanze bildet Rasen, welche im günstigsten Fall aus unverzweigten schmalen Bändern von 10—20 cm Länge und 2—5 mm Breite bestehen, meistens aber (Fig. 344) etwas kleiner sind.

Junge Pflanzen besitzen Kriechfäden, aus welchen sich ein unverzweigter, monosiphoner Faden erhebt; ein farbloses Haar krönt denselben. Alle Gliederzellen dieses Fadens sind teilungsfähig, sie vermehren sich durch Querteilung, bald aber treten Längsteilungen überall auf und es entsteht eine schmale, zunächst einschichtige Zellfläche, welche indes sehr bald zwei- bis vierschichtig wird (Fig. 344, *3*).

Die inneren Zellen des Thallus unterscheiden sich von den oberflächlichen kaum (Fig. 344, *3*); eine Gewebedifferenzierung ist also noch nicht gegeben. Aus den Oberflächenzellen, besonders am Rande des Thallus, gehen Haare hervor, und an der Basis werden Rhizoiden für die Verankerung gebildet. Unilokuläre Sporangien (*u*) erscheinen etwas in die Fläche eingesenkt, die plurilokulären (*p*) dagegen ragen als kegelförmige Körper über dieselbe vor (Fig. 344, *3*).

Daß dies Desmotrichum von einfachen Ectocarpus-Arten abgeleitet werden müsse, unterliegt nach dem eben gesagten wohl kaum einem Zweifel und alle Autoren (Reinke, Kjellman u. a.) sind darüber einig. Zum Überfluß wird die Sache noch illustriert durch Desmotrichum balticum u. a. Hier besteht die ganze Pflanze aus einem unverzweigten monosiphonen Faden, der nur eine Anzahl von Gliederzellen der Länge nach geteilt hat. Die plurilokulären Sporangien sind einfach umgewandelte Fadenzellen, oder aber sie treten seitlich über denselben heraus.

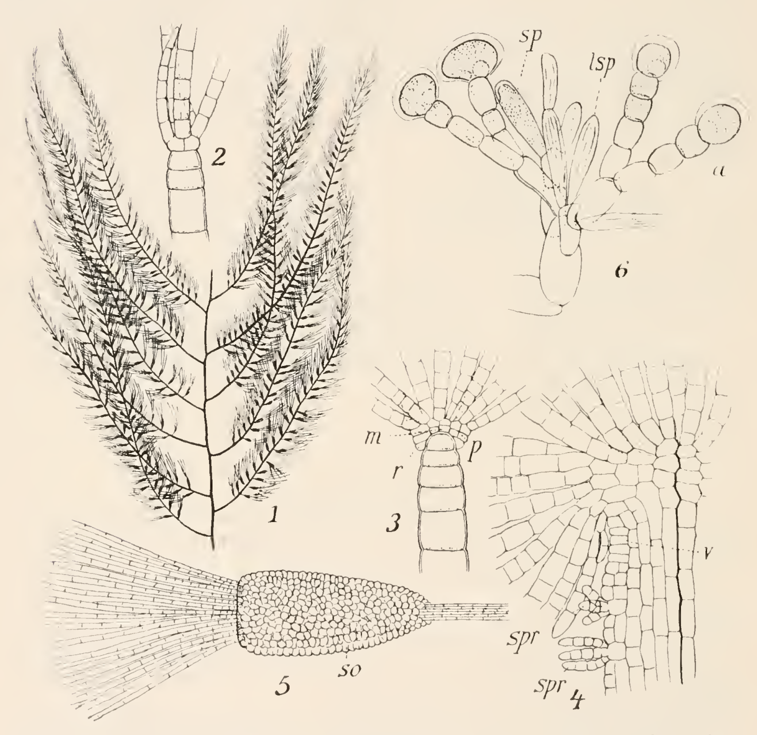


Fig. 341. *1 Sporochnus pedunculatus.* Habitus. Orig. *2, 3* Keimlinge von dems. Orig. Berthold. *m* mittlere, *p* periphere Zellen der Parenchymscheibe. *r* Berindungsfäden. *4* Sproßende von dems. im Längsschnitt. Die dunkle Linie zeigt die Längsachse des Ganzen an. *v* Vegetationszone. *spr* junge Seitensprosse. Orig. Berthold. *5* Kurztrieb mit Sorus (*so*) von dems. n. Johnson. *6* Assimilatoren mit unilok. Sporangien von *Carpomitra.* Orig. Berthold. *a* Assimilationsfäden. *sp* Sporangien. *lsp* leere Sporangien.

Man würde vielleicht diese letztere Form an den Anfang der ganzen Reihe gestellt haben, wenn nicht Reinke plausible Gründe dafür angeführt hätte, daß das Desmotrichum balticum von D. undulatum herzuleiten sei. Aber auch als reduzierte Form vermag sie immer noch eine Vorstellung über die Entstehung unserer Gruppe zu gewähren.

An Desmotrichum schließen wir die völlig ulvoide Punctaria selber. Eines Habitusbildes bedarf es nicht, ohne Farben käme keine große Differenz gegen die Bd. I, S. 291, Fig. 193 wiedergegebene Ulva heraus. Der Querschnitt der Punctaria allerdings ist nicht zwei-, sondern vierschichtig (Fig. 344, *4*).

Die Sporangien entstehen, soweit ich sehe, schon zu einer Zeit, wo der Thallus noch zweischichtig ist; da nicht sie selber, wohl aber ihre Nachbarzellen durch Wände parallel zur Fläche geteilt werden, erscheinen die Sporangien später in das Laub eingesenkt (Fig. 344, *4*). Dasselbe gilt für Desmotrichum.

Die Gametangien dagegen werden erst gebildet, wenn die skizzierte Teilung vollzogen ist (Fig. 344, *4*). Haare entwickeln sich in Gruppen



Fig. 342. *Splachnidium rugosum.* Orig. KUCKUCK. Grube mit Konzeptakeln.

(Fig. 344 *h*) über die ganze Thallusfläche zerstreut. Rhizoiden endlich heften die verschmälerte Basis ans Substrat fest. FARLOW's Phaeosaccion ist eine braune Enteromorpha (man vergleiche nur die Photographie bei K. ROSENVINGE), und das Omphalophyllum dieses Autors gleicht einer Monostroma, deren sackartiger Thallus ziemlich spät einseitig aufgeschlitzt wurde. Speziell bei Phaeosaccion ist die Entstehung aus einem Zellfaden ganz evident, bleiben doch Basis und Spitze noch lange einreihige Gebilde, und auch bei Omphalophyllum läßt sich die Röhrenform an Basis und Spitze sehr lange, wenn nicht dauernd erkennen.

Scytosiphonaceae.

Ein Seitenstück zu Desmotrichum stellt dann REINKES Pogotrichum dar, das wegen seiner Vielgestaltigkeit später nochmals behandelt werden

soll. Aus einer Sohle, die sehr veränderlich ist, erheben sich nach mancherlei Zwischenformen unverzweigte bis 5 cm lange Sprosse. Diese entstehen wie üblich durch Teilung eines monosiphonen Fadens; der Unterschied besteht nur darin, daß hier der Sproß völlig gerundet ist und (Fig. 345) im Zentrum größere, fast farblose Zellen besitzt, welche von einer kleinzelligen Assimilationsschicht bedeckt werden. Die Sporangien entstehen einfach durch Umwandlung von Rindenzellen, welche regellos über den ganzen Zylinder verteilt sind. Es kann aber auch die ganze Assimilationsschicht für die Sporangienbildung aufgebraucht werden. Nun wenden wir uns mit Reinke zu Stictyosiphon, einer meist fadenförmigen, mäßig stark verzweigten Alge. Längs- und Querschnitte durch einen noch sterilen Sproß lassen

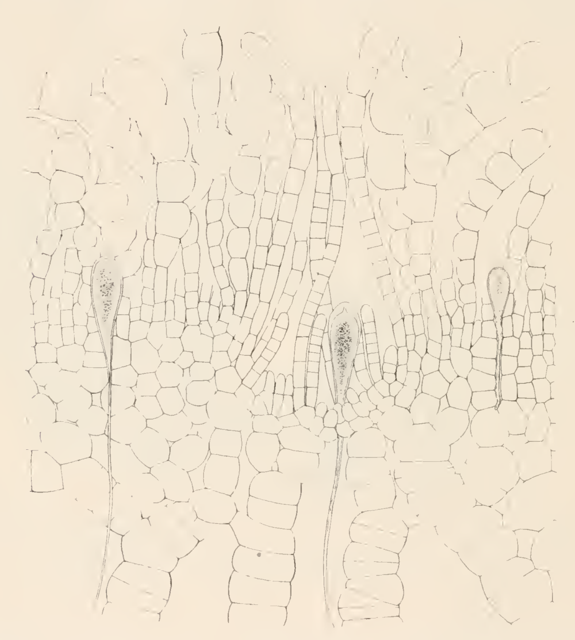


Fig. 343. *Splachnidium rugosum.* Orig. Kuckuck. Scheitel mit den eingesenkten Codiolumzellen.

im Zentrum meistens vier fast farblose, ziemlich langgestreckte Zellen erkennen. Der von ihnen gebildete Zentralkörper (*c* Fig. 346, *2*, *3*) wird von einer wenig gefärbten Schicht umgeben, deren Zellen bereits viel kürzer sind, und endlich folgt nach außen eine vielfach fast isodiametrische Lage von stark gefärbten assimilierenden Zellen (*r*). Aus diesen letzteren gehen dann die uni- und plurilokulären Sporangien hervor. Ihre Anordnung ist regellos (Fig. 346, *4*), und namentlich an größeren Ästen können sie fast die ganze Oberfläche bedecken. Sie treten aber (Fig. 347) noch in den letzten Auszweigungen auf.

Der eben geschilderte Aufbau entwickelt sich aus einreihigen Keimpflanzen oder Ästen (Fig. 346, *1*). Diese zunächst monosiphonen Organe

tragen auf der Spitze ein Haar, das mit Hilfe eines interkalaren Vegetationspunktes selbständig wächst (Fig. 346, *1*). Der junge Sproß selber

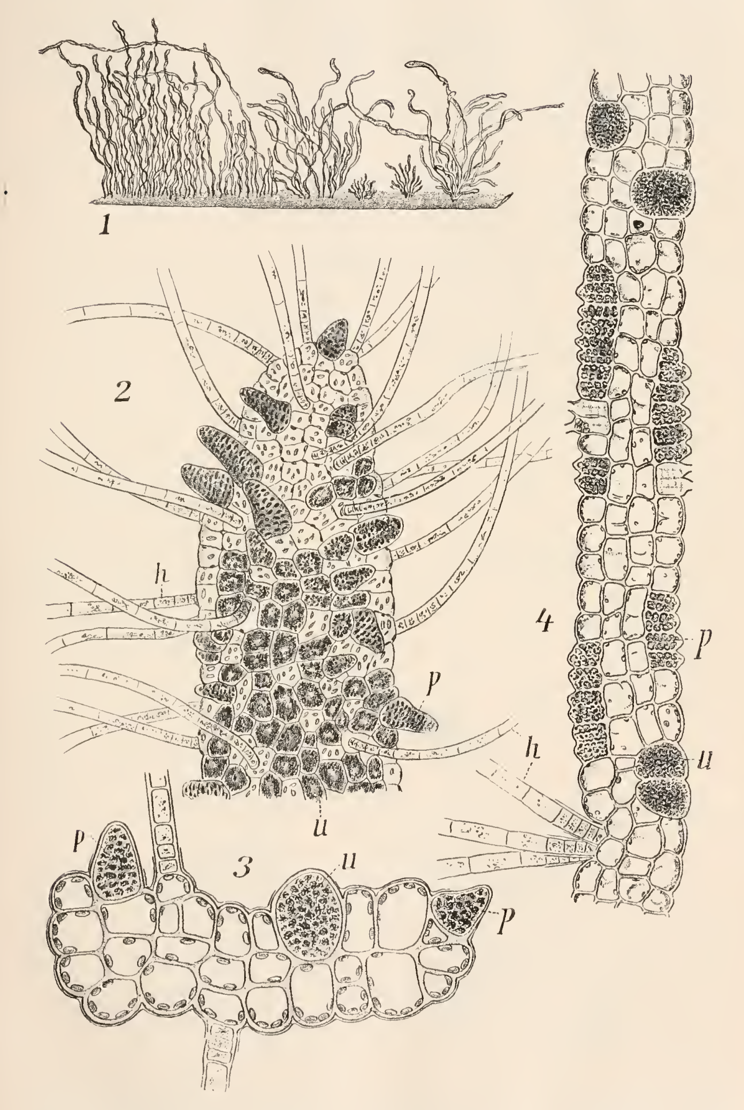


Fig. 344 n. Reinkes Atlas u. Thuret. *1 Desmotrichum undulatum.* Habitusbild. *2* dass. von der Fläche (Sproßspitze). *3* dass. im Querschnitt. *4 Punctaria*; „Laub" im Querschnitt. *h* Haare. *u* uni-, *p* plurilokuläre Sporangien.

ist aber unabhängig davon überall teilungsfähig; keine Region wird bevorzugt, höchstens dauert an den Spitzenregionen das Wachstum etwas länger an, als in den unteren Zonen. Nach mehrfachen Querteilungen treten in den Gliederzellen zwei zueinander senkrechte Wände auf, welche das zylindrische Organ in Quadranten zerlegen. Nun folgt in jedem derselben eine perikline Wand. Die so gebildeten vier Mittelzellen bleiben fernerhin ungeteilt, die peripheren aber liefern durch weitere Radial- und Tangentialteilungen die äußeren Zellagen, welche wir schilderten.

Haare sowohl wie Seitenzweige entstehen (Fig. 346, *1*) an jungen Organen recht regelmäßig, können aber späterhin überall aus beliebigen Zellen der Assimilationsschicht hervorgehen (Fig. 346, *4*).

Im Prinzip den gleichen Aufbau wie Stictyosiphon, zeigt der meist unverzweigte Scytosiphon (Fig. 348, *3*, *4*). Die Keimlinge sind von denen des Stictyosiphon kaum zu unterscheiden. Durch Längs- und Querteilungen resultiert ein anatomischer Aufbau, der ungefähr der Fig. 346, *2* u. *3* von Stictyosiphon entsprechen mag. Später freilich wird die Sache etwas anders, weil die zentralen Zellen sich voneinander lösen und dadurch einen Hohlraum schaffen, der meistens Luft führt. Die Sprosse von Scytosiphon lomentarius erreichen den Durchmesser eines mäßigen Federkieles (Fig. 348, *6*); daraus ergibt sich, daß die Rindenzellen und die ihnen nach innen ansitzenden Elemente ein erhebliches Wachstum in tangentialer Richtung erleiden müssen. Letzteres ist nicht überall genau gleich und so resultieren die schwachen Einschnürungen, welche in Fig. 348, *6* wiedergegeben sind.

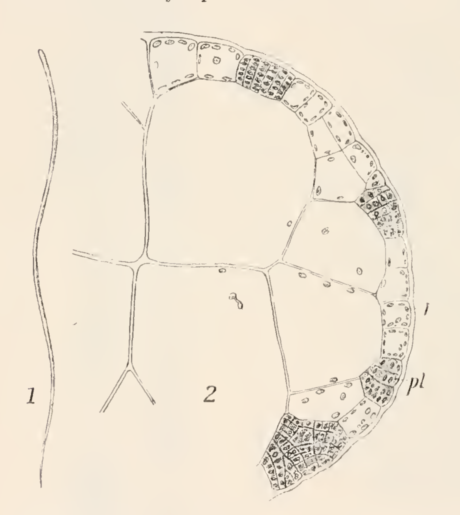


Fig. 345. *Pogotrichum filiforme* Rke. n. Rosenvinge. *1* Habitus. *2* Querschnitt. *pl* plurilok. Sporangien. *r* farbige Rinde.

Die plurilokulären Sporangien gehen, wie bei Stictyosiphon, aus der peripheren, anfangs assimilierenden Zellschicht des Sprosses hervor (Fig. 348, *5*), doch erfolgt hier nicht bloß eine Teilung der Zellen, sondern die Sporangien strecken sich (Fig. 348, *5*) über die Oberfläche hervor, wobei häufig die äußerste Schicht der Mutterzellmembranen (nach dem Beispiel der später zu erwähnenden Ralfsia) zusammenhängend abgehoben wird.

Die Sporangien bei Scytosiphon stehen zunächst in kleinen Sori (Fig. 348, *5*) beisammen. Diese aber können zusammenfließen, weil sich immer mehr Oberflächenzellen an der Sporangienbildung beteiligen. Wie das Thuret abbildet, stehen dann die Sporangien dicht palissadenähnlich beisammen. Bei Sc. lomentarius sind mäßig zahlreiche keulenförmige, sterile, aber farbige Zellen (Assimilatoren) zwischen die Sporangien eingestreut.

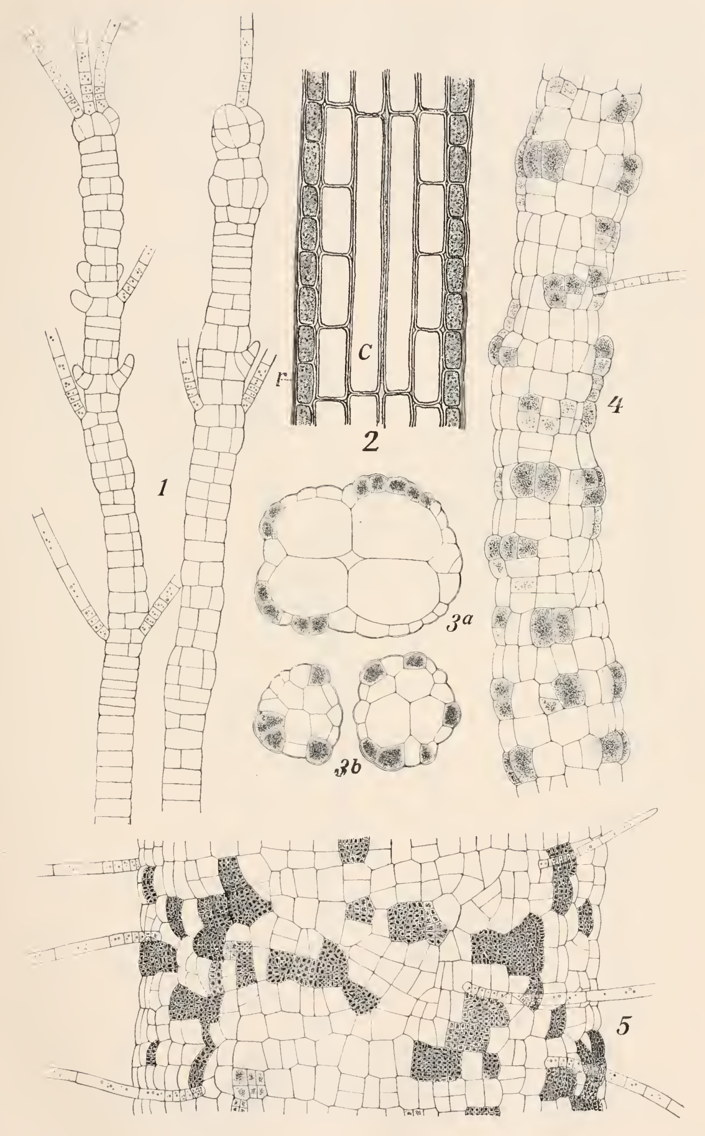


Fig. 346. Orig. KUCKUCK. *1 Stictyosiphon subsymplex;* junge Zweige. *2 Stictyosiphon tortilis;* Längsschnitt der Sprosse. *3 Stictyosiphon adriaticus;* Querschnitt der Sprosse. *4 Stict. adriaticus;* Sproß von der Fläche mit Sporangien. *5* Ders. mit Gametangien.



Fig. 347. *Stictyosiphon adriaticus.* Orig. KUCKUCK. Seitenzweig mit Gametangien.

Mit Scytosiphon nahe verwandt dürfte auch REINKEs Kjellmania sein; sie stellt eine relativ einfache Form dar, die vielleicht als Bindeglied zwischen niederen Ectocarpeen und den hier behandelten kann aufgefaßt werden.

Als ein abgeflachter und stark verbreiterter Scytosiphon kann wohl die bekannte Phyllitis angesehen werden, die durch ihren großen (bis 20 cm

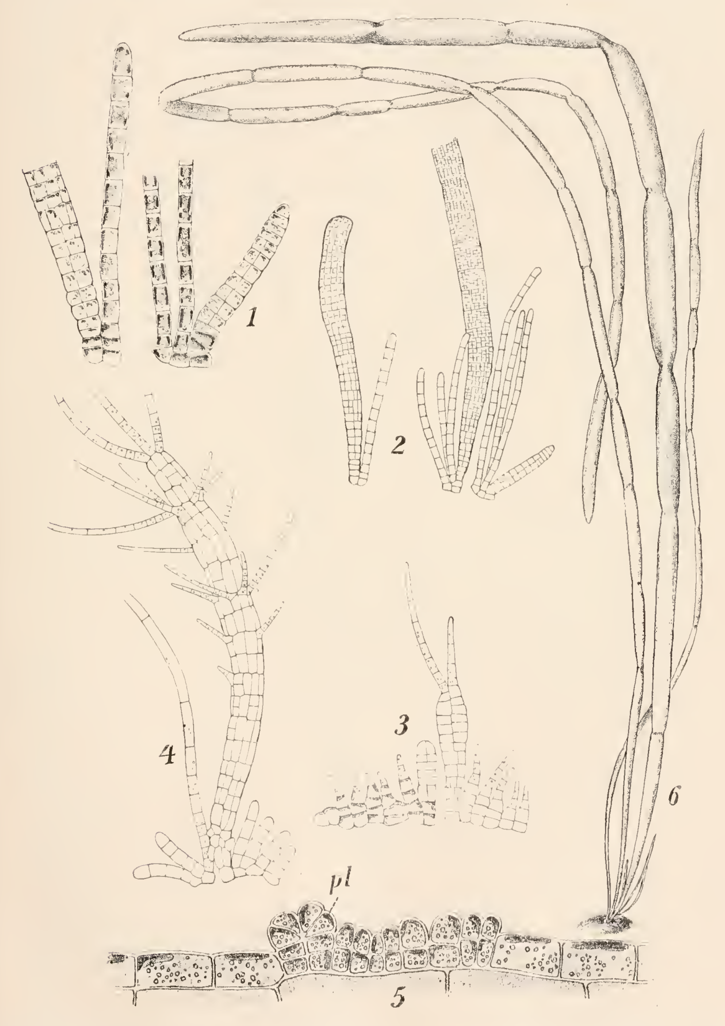


Fig. 348 n. Orig. KUCKUCK u. REINKEs Atlas. *1* u. *2 Phyllitis Fascia* (Muell.) Kütz. Keimpflanzen. *3* u. *4 Scytosiphon lomentarius*. Lyngl. J. Ag. Keimpflanzen. *5 Scytosiphon pygmaeus*. Stück der Wand mit plurilok. Sporangien (*pl*). *6 Scytosiphon lomentarius*; ganze Pfl. Orig.

hohen) blattartigen Thallus auffällt. Die plurilokulären Sporangien bilden bald einzelne Flecke, bald eine fast zusammenhängende Schicht über einen großen Teil des Thallus.

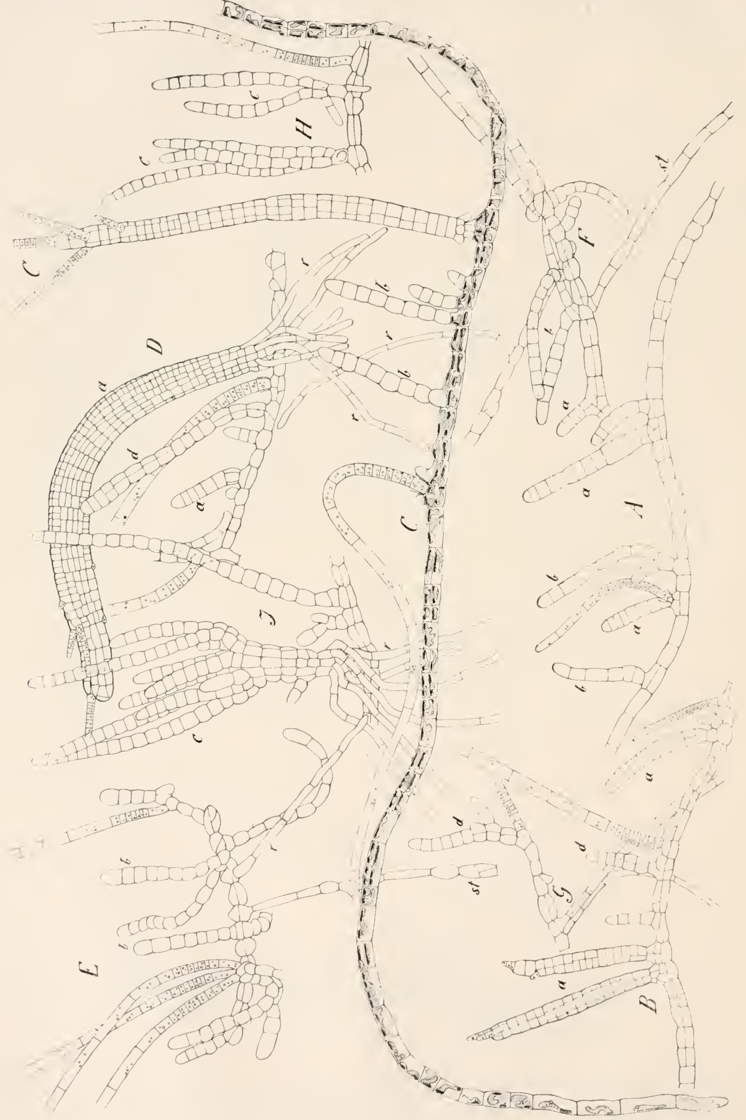


Fig. 349. *Phyllitis-* und *Scytosiphon*-Vorkeime. Orig. KUCKUCK.

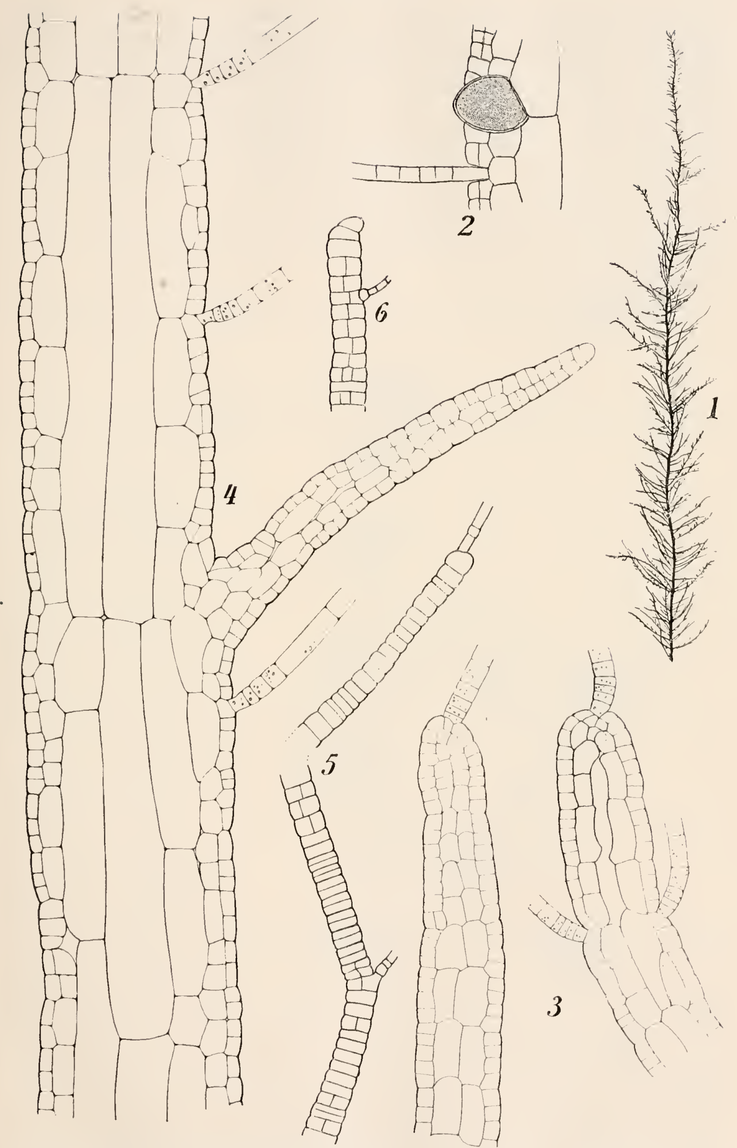


Fig. 350 n. Reinke, Kuckuck u. Skottsberg. *1—4 Dictyosiphon. 1* Habitusbild. Orig. *2* Längsschnitt durch die Sproßwandung. *3* Längsschnitt durch Keimlinge. *4* Längsschnitt eines älteren Sprosses mit Seitenast. *5* u. *6 Cladothele Decaisnei*, junge Sprosse.

Auch Phyllitis zeigt in der Jugend monosiphone aufrechte Fäden, (Fig. 348, *1*, *2*) die sich durch Längs- und Querteilungen in die flachen Sprosse umwandeln. Sie sowohl wie Dictyosiphon beginnen ihr Dasein mit kriechenden Fäden, die Kuckuck als Vorkeime bezeichnet. Ich habe seine sauberen Zeichnungen in Fig. 349 wiedergegeben. Zugehörige Notizen fanden sich nicht. Die Bilder sagen aber wohl genug.

Zu unserer Gruppe muß man auch wohl Rosenvinges Coelocladia rechnen. In Bau und Sporangienbildung erinnert sie an Scytosiphon, in der Verzweigung an Stictyosiphon; von beiden weicht sie ab durch die ausgeprägt trichothallische Wachstumszone.

Lithosiphon, Isthmoploea u. a. nenne ich hier, obwohl Kuckuck in seinen Notizen eine besondere Familie für die erstere aufstellte. Leider fehlt die Begründung.

Dagegen gehört sicher in die Familie Börgesens Rosenvingea; sie hat ca. 20 cm lange Sprosse, im übrigen gleicht sie im Bau dem Scytosiphon.

Dictyosiphonaceae.

Dictyosiphon, Delamarea, Gobia, Scytothamnus, Coelodesme und Cladothele haben in der äußeren Erscheinung viele Ähnlichkeiten mit der vorigen Familie, es sind meistens knorpelige verzweigte Sprosse von mäßiger Länge (Fig. 350, *1*). Auch die Gewebeanordnung weicht nicht so gewaltig ab, z. B. zeigt ein Längsschnitt durch den Sproß von Dictyosiphon (Fig. 350, *4*) die zentralen langgestreckten „Mark“-Zellen überzogen von kleinzelligen stark gefärbtem Gewebe. Dieses entwickelt sich vielfach eigenartig, die Sache läuft aber immer darauf hinaus, die Sporangien in steriles Gewebe einzuschließen, ja sie zu versenken (Fig. 350, *2*). Bei Delamarea (Fig. 351) und Cladothele (Skottsberg) wird das durch kurz schlauchartige Zellen (*a*) erreicht, welche aus dem sterilen Rindengewebe vorgestülpt werden. Sie umschließen auch die Haare (*h*). Bei anderen Gattungen setzen in den zwischen den Sporangien stehenden Rindenzellen Teilungen ein (Fig. 350, *2*). Das entstehende Gewebe kann (Fig. 352) die Sporangien konzeptakelartig bedecken, es können sich auch bei Gobia (Fig. 353) die radialen Zellreihen aus dem Verbande lösen um Assimilatoren nach dem Muster der Mesogloeaceen darzustellen.

Fig. 351. *Delamarea attenuata*. n. Kuckuck. Querschnitt des Sprosses. *u* unilokuläre Sporangien. *a* Assimilatoren. *h* Haare.

Meistens wird angegeben, daß die Dictyosiphoneen mit Scheitelzelle wachsen (s. Reinke-Murbeck), Kuckuck Mscr. aber bezweifelt, ob die Dinge

überall so liegen. Mir scheint für den Seitenzweig der Fig. 350, *4* sei die Sache durchaus klar. Die Scheitelzelle teilt sich und die Segmente werden gesetzmäßig zerlegt. Ganz ähnliche Bilder zeichnet SKOTTSBERG für Scytothamnus, nicht minder wie für eine Varietät von Cladothele. Bei einer anderen, schwächer entwickelten Form der letzteren waren die wachsenden Spitzen der Zweige von einem Haar gekrönt (Fig. 350, *5*). Dieses beteiligte sich am Wachstum nicht, Zellteilungen setzten erst tiefer unten in den Fadenzellen ein. Das stimmt nun mit Dictyosiphonkeimlingen überein, die Kuckuck abbildet (Fig. 350, *3*). Auch bei diesen krönt ein farbloses und an sich unbedeutendes Haar die teilungsfähigen Regionen. Danach ist der Schluß, den auch Kuckuck zieht, gewiß berechtigt, daß damit sehr nahe Beziehungen zu den Stictyosiphoneen bekundet werden. Wie die Mesogloeaceen mit interkalarem Vegetationspunkt in die Spermatochnusformen mit Scheitelzelle übergehen, so dürften auch die hier behandelten Gattungen leicht verstanden werden, wenn man annimmt, daß sie die Scheitelhaare eingebüßt und ein Scheitelwachstum begonnen haben. Freilich sind die Sachen hier nicht so gut untersucht und KUCKUCKS Notizen fließen spärlich. Einige Zeichnungen von ihm, die ohne Kommentar gefunden wurden, mögen andeuten, daß in unserer Gruppe sich vielleicht ein Scheitelwachstum abspielt, das an Chordaria erinnert (Fig. 354, *1*, *2*).

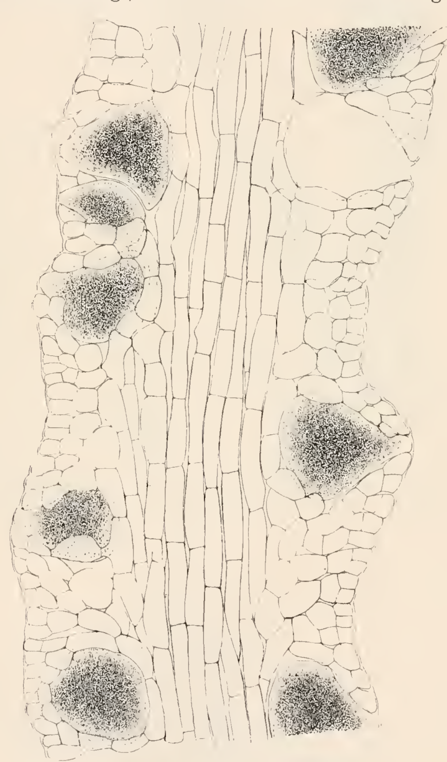


Fig. 352. *Scytothamnus Lyallii.* Orig. KUCKUCK. Längsschnitt des Sprosses mit Sporangien.

SAUVAGEAU fand, daß die oben beschriebenen Pflanzen die ungeschlechtlichen Individuen von Dictyosiphon darstellen. Diese tragen nur Sporangien. Die aus ihnen entstehenden Zoosporen wachsen zu kriechenden, verzweigten Fäden aus, welche etwa einer Strepsithalia (S. 30) gleichen, und Gametangien tragen. Die Gameten gleichen denen des Ectocarpus, sie kopulieren wie diese, können aber auch parthenogenetisch keimen. Aus den Zygoten wie aus den Parthenosporen gehen wieder kriechende, verzweigte Fäden hervor, die auch aufrechte Zweige entsenden, und solche Jugendstadien gleichen dann ganz den Geschlechtspflanzen, aber sie sind nur Erstlingsstufen, denn aus

ihnen entstehen nun aufrechte Säulchen, welche zum normalen Dictyosiphon werden. Ich möchte wohl glauben, daß alles dieses den Jugendstadien ähnlich

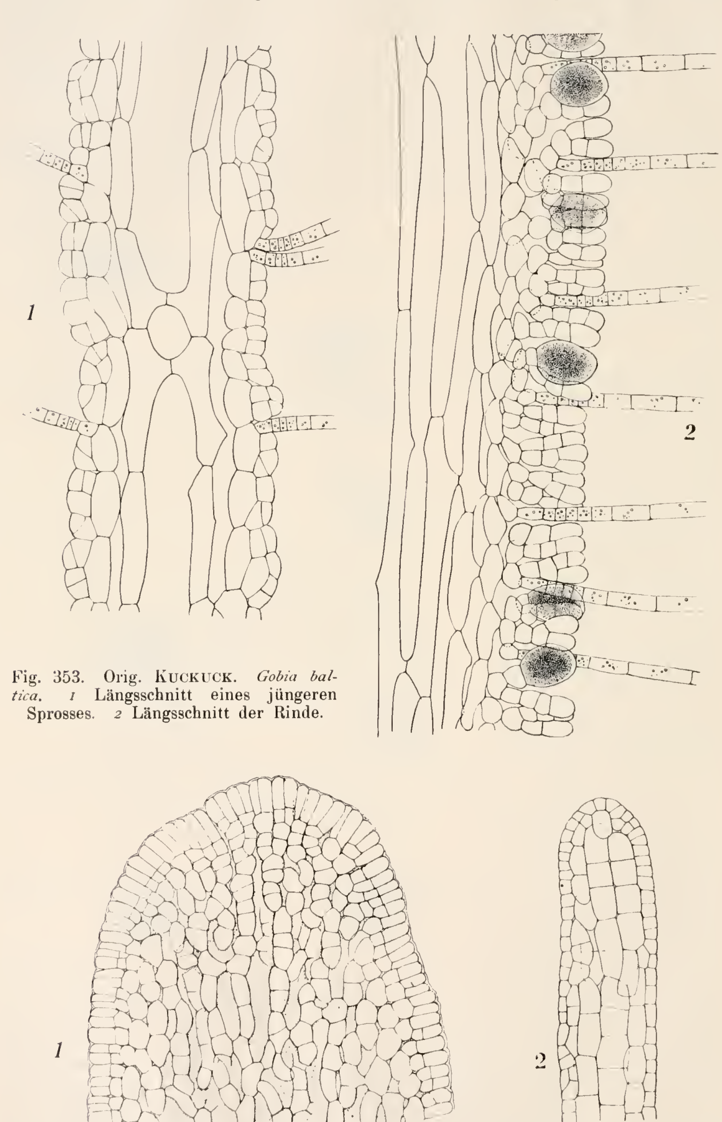


Fig. 353. Orig. KUCKUCK. *Gobia baltica.* *1* Längsschnitt eines jüngeren Sprosses. *2* Längsschnitt der Rinde.

Fig. 354. Orig. KUCKUCK. *1 Scytothamnus australis.* *2 Coilodesme bulligera.* Scheitel.

sehe, welche KUCKUCK für Phyllitis und Scytosiphon (Fig. 349) abgebildet hat. Nach SAUVAGEAU läge bei Dictyosiphon ein regelrechter Wechsel zwischen Gametophyten und Sporophyten vor. Das ist sehr wohl möglich.

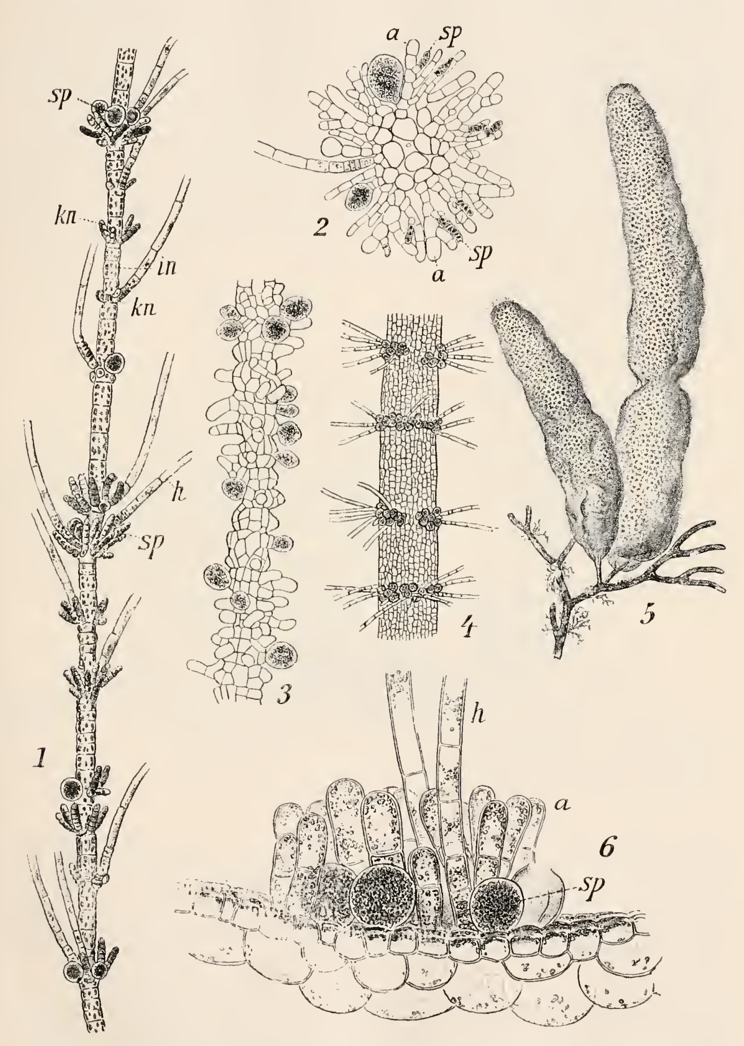


Fig. 355. *1 Myriotrichia repens.* n. KUCKUCK. *2* Querschnitt, *3* Seitenansicht der *Myr. densa* n. KUCKUCK. *4 Striaria attenuata;* Stück des Sprosses. *5 Asperococcus;* Habitusbild n. THURET. *6* ders.; Thalluswand (mit „Sorus") im Querschnitt. *h* Haare. *sp* Sporangien. *in* Internodien. *kn* Knoten. *a* Assimilatoren.

Immerhin ist mir ein Punkt unklar geblieben. Ich ersehe nicht, ob das Schicksal der Geschlechtspflanzen weiter verfolgt wurde. Wäre es nicht möglich, daß auch sie später lange Sprosse mit unilokulären Sporangien erzeugen? Wir hätten dann das, was Kuckuck für Elachistea (S. 35, Fig. 326) angibt.

Asperococcaceae.

Als Anfangsglied dieser Gruppe, die freilich in allen ihren Gliedern noch keineswegs genügend untersucht ist, kann wohl Myriotrichia gelten (Fig. 355, *1*) die an Ectocorpus oder auch an Desmotrichum anklingt.

Myriotrichia repens Karsakoff läßt aus den kriechenden Basalfäden lange, unverzweigte, monosiphone Triebe hervorgehen. Nach Kuckuck setzen im obersten Drittel der Langtriebe interkalare Teilungen ein und diese führen zur Bildung kurzer trommelformiger Zellen (Knoten), welche mit längeren (Internodien) abweichen. Aus den Knoten entstehen neben zahlreichen Haaren viele Sporangien (Fig. 355, *1*) in wirteliger Anordnung; uni- und plurilokuläre sind bald miteinander gemischt, bald getrennt. Zwischen die primären Knoten können durch interkalare Teilungen neue eingeschoben werden.



Fig. 356. *Colpomenia sinuosa.* Orig. Nat. Größe. Die großen Blasen von oben gesehen.

Myriotrichia-Arten wie M. Protosperococcus u. M. densa zerlegen nach Kuckuck (s. a. Batters), Knoten und Internodien durch Längswände; besonders die Knoten erfahren ziemlich weitgehende Teilungen, so daß auf dem Querschnitt Bilder wie Fig. 355, *2*, resultieren. An diesem sieht man auch, daß sich besondere Assimilationsfäden (*a*) bildeten, welche die Sporangien (*sp*) meist seitlich tragen. Durch die vielfachen Teilungen wird die Wirtelbildung ziemlich verwischt (Fig. 355, *3*).

Diese ist nun wieder bei Striaria deutlich (Fig. 355, *4*). Der Spross entsteht aus einfachen Fäden durch Teilung, etwa wie Stictyosiphon. Ein später auftretender axiler Hohlraum wird von zwei Zellagen umgeben. Die äußeren Zellen produzieren die Sporangien in Querzonen (Wirteln); diese ragen weit über die Oberfläche hervor und sind von farblosen Haaren wie auch von einzelligen, dickwandigen Assimilatoren begleitet.

Hierher vielleicht Sorocarpus (PRINGSHEIM, KJELLMAN) und Discosporangium (FALKENBERG).

Asperococcus endlich stimmt in seiner Entwicklung aus Fäden mit der Striaria durchaus überein, ebenso in seinem anatomischen Aufbau, nur werden die Sprosse meistens zu großen darm- und sackartigen Gebilden, welche an der Basis in einen festen Stiel zusammengezogen sind (Fig. 355, *5*). Damit kontrastieren dann eigenartige Verkümmerungsformen der Ostsee, welche im wesentlichen die primitive Fadenstruktur beibehalten. Trotzdem erzeugen sie Sporangien. Die Normalformen entwickeln unilokuläre Sporangien in Soris, welche über die ganze Oberfläche zerstreut gefunden werden und schon mit bloßem Auge als dunkle Punkte erkennbar sind. Neben den Sporangien stehen (Fig. 355, *6*) zahlreiche, wenigzellige Assimilatoren. Da dieselben hier wie auch bei Striaria und Myriotrichia oft recht

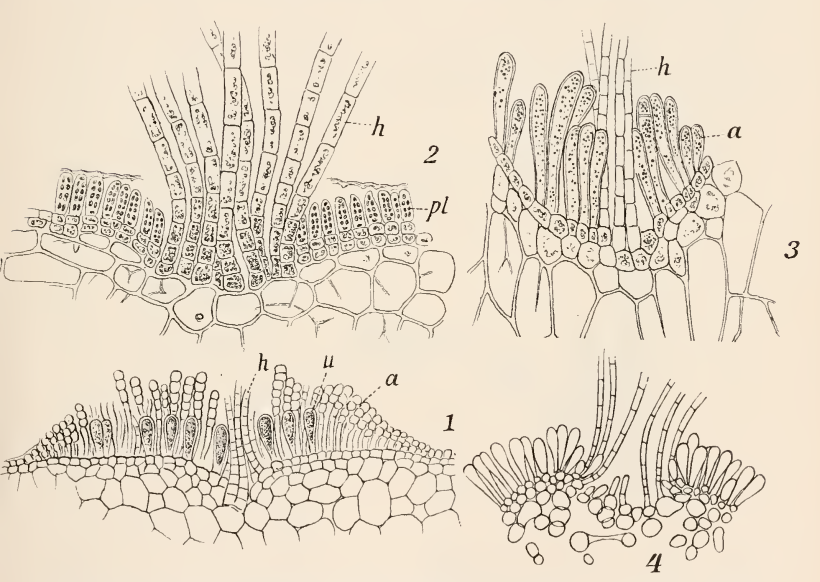


Fig. 357 nach MITCHELL, BARTON und SKOTTSBERG. *1* Sorus v. *Soranthera*. *2* Ders. bei *Colpomenia sinuosa*. *3* Haargruben und Assimilatoren von ders. *4* Scheitelgrube von *Cladochroa*. *h* Haare. *a* Assimilatoren. *u*, *pl* Sporangien.

derb und starr sind, bezeichnet sie REINKE als Stacheln. Ihnen verdankt die Pflanze den Namen; die Sori fühlen sich meist sehr rauh an.

Die Gametangien stehen nach BUFFHAM bei Asp. bullosus ebenfalls in Sori, untermengt mit „Stacheln“, bei Asp. compressus fand sie SAUVAGEAU auf relativ kleinen Pflänzchen, sehr große Flecke bildend, und bei Asp. scaber entdeckte KUCKUCK uni- und plurilokuläre Sporangien, nicht selten gemengt und dann von Assimilatoren begleitet; außerdem aber ergaben sich Exemplare, auf welchen die plurilokulären Sporangien allein und dann ohne „Stacheln“, oft weite Strecken überziehend, vorkommen.

Encoeliaceae.

Hauptvertreter sind: Colpomenia, Hydroclathrus, Soranthera, Adenocystis und Cladochroa. Mit Ausnahme der letzteren, die nach Skottsberg verzweigt ist (Fig. 358), handelt es sich um große mit Flüssigkeit oder auch mit Luft gefüllte Hohlkörper. Diese stellen bei Adenocystis (Fig. 358) einen kurz gestielten, birnförmigen Körper dar, ebenso bei Utriculidium Skottsberg, bei Soranthera sind sie fast kugelig, bei Colpomenia (Fig. 356) dagegen erscheinen sie unregelmäßig gelappt und ohne Stiel. Hydroclathrus endlich hat netzig durchbrochene Blasenwandungen, er erinnert an den Pilz Clathrus cancellatus. Davon später. Die in Rede stehenden Algen verankern sich häufig im Gewebe anderer Tange, doch kommt Colpomenia u. a. auch auf Gestein vor. Diese Art erschien etwa im Jahre 1906 in großer Menge an den atlantischen Küsten Frankreichs (Sauvageau), sie schädigte dort die Austernbänke.

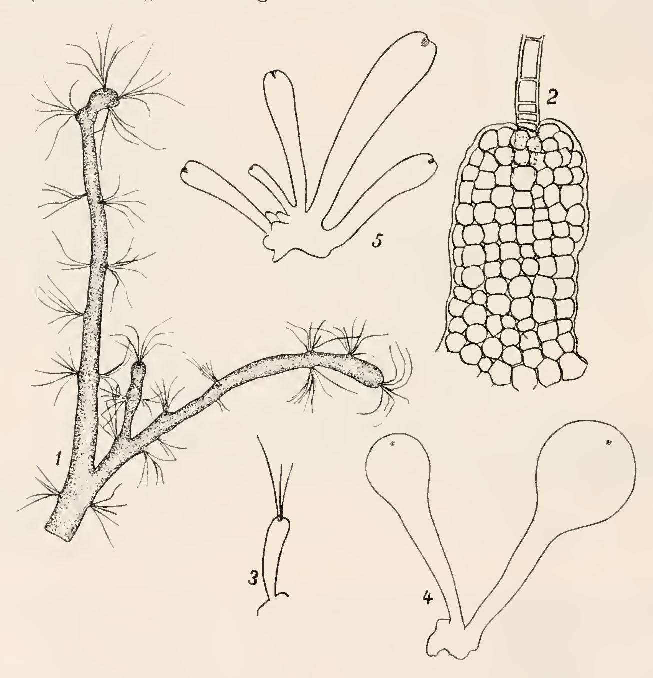


Fig. 358 n. Skottsberg. *1 Cladochroa chnoosporiformis. 2—5* Keimlinge von *Adenocystis utricularis.*

Die Wand der Blasen — bald lederig, bald knorpelig — bietet im Aufbau keine wesentlichen Abweichungen von Asperococcus, welchen Murray, Kjellman u. a. sogar hierher rechnen. Ein Vegetationspunkt ist nicht erkennbar, das Wachstum dürfte auf den älteren Stufen wenigstens interkalar sein. Von Interesse sind hauptsächlich die Haargruben. Am einfachsten sind diese Cryptostomata bei Colpomenia (Mitchell). Die Rinde

senkt sich einfach an gewissen Stellen ein oder besser es bleiben bestimmte Punkte im Wachstum zurück, während die benachbarten Elemente sie überholen (Fig. 357, *2*). Die Zellen in der Vertiefung wachsen zu Haaren aus, rings um dieselben liefern die Rindenzellen Sporangien (*pl.*) — wie es scheint stets plurilokuläre. — Sind diese entleert, dann treiben die gleichen Basalzellen keulige Gebilde (Fig. 357, *3*, *a*), die man als Paraphysen oder lieber als Assimilatoren bezeichnen kann. Im wesentlichen gleich verhält sich Soranthera (Barton), nur werden hier die Sporangien gleichzeitig mit den Assimilatoren entwickelt (Fig. 357, *1*). Ganz ähnliche Beziehungen zwischen Haargruben und Sporangien geben Kjellman und Murray an, nur sind die Cryptostomata hier wohl tiefer und schärfer ausgeprägt, ebenso bei Chnoospora. Sind einmal in Verbindung mit den Haargruben Sporangien gebildet, so können sich letztere zu großen zusammenhängenden Flecken (Sori) gruppieren, indem immer weitere Teile der Rinde auswachsen.

Leider ist die Entwicklung dieser Form wenig bekannt. Skottsberg zeichnet ein junges Exemplar von Adenocystis (Fig. 358, *2*), dasselbe ist noch solid und trägt auf dem Scheitel ein eingesenktes Haar, das wiederum für die Entwicklung keine Rolle spielt. Diese vollzieht sich in dem parenchymatischen Gewebe. Es ensteht ein keuliger Körper (Fig. 358, *4*, *5*), der eine Haargrube auf dem Scheitel trägt und kugelig aufschwillt, wohl deswegen, weil im Inneren das Zentralgewebe auseinander weicht. An solche Jugendstadien erinnert Skottsbergs neue Gattung Cladochroa (Fig. 358, *1*). Auch an ihr treten die Haargruben des Scheitels gut hervor (Fig. 357, *4*), uud nicht minder die seitlichen. Ihr Bau stimmt z. B. mit dem von Colpomenia durchaus überein und man ist zu der Frage berechtigt, ob wohl Cladochroa dem Anfangsgliede der Encoeliaceae nahe stehe.

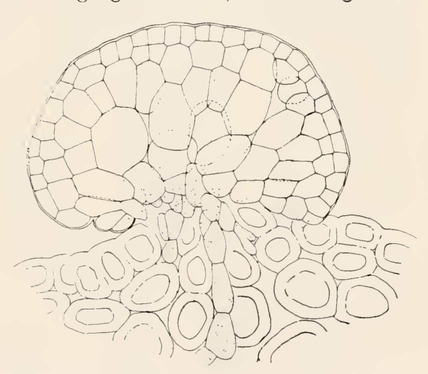


Fig. 359. *Soranthera ulvoidea.* Post et Rupr. Orig. Kuckuck.

Von Soranthera fanden Barton und Kuckuck junge Stufen. Diese sind kugelig. In ihnen strahlen zahlreiche, ziemlich dicke Zellreihen vom Zentrum aus (Fig. 359), um an der Peripherie in eine kleinzellige Rinde überzugehen, aus welcher zahlreiche, kurze Assimilatoren radial hervorsprossen. Durch Zerreißen der inneren Zellen wird die Kugel später hohl. Außerdem werden — das ist auffallend — die primären Assimilatoren abgeworfen, die Oberfläche erscheint dann auf gewissen Stufen wiederum glatt. Später liefert sie dann, in Verbindung mit den Haargruben und Sporangien, die schon oben erwähnten sekundären Assimilationsfäden (Fig. 357, *3*).

Gehören die Myriotrichen, Asperococcen und Encoelien so zusammen, wie wir annehmen, dann bilden sie unter den polystischen Ectocarpales eine Nebenreihe, die durch Desmotrichum mit Ectocarpus direkt verkettet sein mag. Mit dieser Auffassung schließe ich mich im wesentlichen an Reinke und Kuckuck an, welche beide die Asperococcen als besondere kleine Gruppe ansehen, und ich trage auch Sauvageau Rechnung, welcher eben jenen Anschluß an Desmotrichum betont.

b) Die Fortpflanzung.

α) Die Verteilung der Fortpflanzungsorgane.

Schon aus früheren Andeutungen geht hervor, daß uni- und plurilokuläre Sporangien keineswegs in allen Gruppen in der gleichen Weise über die verschiedenen Individuen verteilt sind. Wir heben nun hier einiges von dem heraus, was die direkte Beobachtung ergab. Kulturen, die allein endgültigen Aufschluß zu geben vermögen, liegen nicht vor.

Im Allgemeinen erscheinen die Fortpflanzungsorgane naturgemäß auf halbwegs erwachsenen Pflanzen, doch ist das keineswegs allgemeine Regel, besonders Kuckuck wies auf die sogenannte Prosporie, d. h. auf das Auftreten von Sporangien an ganz jugendlichen Pflanzen hin. Er erwähnt besonders Pogotrichum filiforme, Myrionema u. a., Algen, welche Sporangien an den Kriechfäden und Sohlen zu einer Zeit produzieren, in welcher von aufrechten Sprossen noch nichts zu sehen, oder die Entwicklung noch nicht im entferntesten abgeschlossen ist.

Bei vielen Formen folgen uni- und plurilokuläre Sporangien an denselben Pflanzen aufeinander, meist gehen die ersteren voran. So bei Ectocarpus (Pilayella) litoralis, tomentosus u. a.; es treten im ersten Frühjahr die Sporangien, später die Gametangien in die Erscheinung. Die Art der Ablösung wird von der Außenwelt abhängen. Auf alle Fälle muß ein Stadium eintreten, auf welchem die beiden Arten von Sporangien miteinander gemischt erscheinen, und es mag Spezies geben, welche auf dieser Stufe recht lange verharren. Das scheint für Ectocarpus siliculosus u. a. zuzutreffen. Man findet hier neben den Gametangien fast immer Sporangien in mäßiger Zahl. Letztere allein sind selten (Kuckuck). Bei Myrionema sah Kuckuck zunächst nur unilokuläre Sporangien (s. oben), die plurilokulären traten sehr viel später auf, aber zeitweilig waren sie mit den ersteren gemischt.

Die umgekehrte Reihenfolge gibt Barton für Soranthera an, doch ist die Sache hier recht kompliziert und der Prüfung bedürftig. Kuckuck fand bei Myriotrichia im Frühjahr pluri- und im Sommer unilokuläre Sporangien, bei Elachistea sah er (Mskr.) die Gametangien an kurzen aufrechten Ästen aus den Sohlen hervorgehen, die Sporangien kommen später an den ausgebildeten Polstern zum Vorschein.

In allen vorerwähnten Fällen ist nicht anzunehmen, daß die Beobachter sich durch aufeinander folgende Generationen täuschen ließen. Der Gedanke läge ja nahe, weil es tatsächlich nicht wenige Arten gibt, bei welchen die verschiedenen Fortpflanzungsorgane auf verschiedenen Individuen stehen, das sind z. B. Leptonema (Fig. 323, S. 31). Lithoderma, Ralfsia, Asperococcus, Strepsithalia u. a. Bei den genannten Gattungen finden verschiedene Beobachter (s. a. Kylin), daß die Individuen mit plurilokulären Sporangien in der Form ein wenig von denen mit unilokulären abweichen. Das würde hinüberführen zu Sauvageaus Befunden an Dictyosiphon, wo die kleinen Gametophyten ganz anders dreinschauen als die großen Sprosse mit unilokulären Sporangien (S. 61).

Freilich steht für die erwähnten Fälle nicht fest, daß ein regelmäßiges Alternieren Platz greife, ein Generationswechsel wird sich schwer konstruieren lassen, weil Exemplare mit einer Fortpflanzungsform oft weit häufiger sind als solche mit der anderen, dazu noch in der gleichen Gattung. Lithoderma hat nach Kuckuck weit mehr Gametangien-Exemplare als Individuen mit Sporangien. Bei Asperoccocus bullosus und compressus überwiegen Pflanzen mit unilokulären Sprorangien, bei Asperococcus scaber solche mit plurilokulären.

β) Die Sporangien.

Diese entstehen, wie für die verschiedenen Abteilungen bereits geschildert wurde, entweder im Fadenverbande oder als kurze Seitenzweige bei fädigen Formen oder als Ausstülpungen der Kortikalschicht bei den Phaeosporeen mit parenchymatischem Gewebe.

Das junge Sporangium, welches mit dichtem Inhalt versehen ist, enthält zunächst einen Kern und, je nach der Spezies, einen bis wenige Chromatophoren. Beide vermehren sich (Fig. 360, *4*), die letzteren werden klein, scheibenförmig. Sie liegen zunächst noch ganz an der Peripherie der Zelle, mit der flachen Seite der Wand zugekehrt (Fig. 360, *2a*), später aber verteilen sie sich nach KUCKUCK bei Ectocarpus siliculosus, lucifugus u. a. ungefähr gleichmäßig durch die ganze Mutterzelle. Dabei kehren sie vielfach dem Beobachter, also auch der Zellwand, ihre Kante zu, und es erhalten die Sporangien das Aussehen, welches etwa Fig. 360, *1* wiedergibt. Nach einem geringen Wachstum der ganzen Anlage bemerkt man bald an jedem Chromatophor einen braunroten Punkt (den zukünftigen Augenfleck) (*a* Fig. 360, *3*) und kann zugleich auch in unmittelbarer Nähe je einen Kern nachweisen (Fig. 360, *4*). Nun zerfällt das ganze Plasma in soviel Portionen (Fig. 360, *3*) als Kerne vorhanden sind. Diese stellen die zukünftigen Schwärmer dar, welche vorläufig noch polygonal abgeplattet sind, und es ist allbekannt, daß sie nicht durch feste Zellwände, sondern nur durch Plasmalamellen gegeneinander abgegrenzt sind. Reihen von Punkten (Fig. 360, *3*) markieren die Grenze.

Fig. 360. Unilokuläre Sporangien von *Phaeosporeen* n. KUCKUCK, KLEBAHN, REINKE. *1*, *2* *Ectocarpus lucifugus*, *a* jüngeres, *b* älteres Stadium. *3*, *4* *Pleurocladia lacustris*. *k* Kerne. *chr* Chromatophor. *a* Augenfleck. *5* *Pilayella litoralis* n. KUCKUCK. *6* *Cylindrocarpus mircoscopicus;* Spitze eines Sporangiums. *w* Membran. *sch* Schleim. *pl* Plasma. *7* Zoosporen von *Chorda Filum*. *8* *Ectocarpus siliculosus*, Zoosporen.

Davon kommen freilich Abweichungen vor. KUCKUCK fand, daß bei manchen Phaeosporeen Schleimsepten kurz vor der Fertigstellung der Zoo-

sporen gebildet werden, die allerdings sehr leicht zerfließen. Dieser Beobachter hebt auch hervor, daß bei Ectocarpus (Pilayella) litoralis die Chromatophoren sich zunächst gleichmäßig im Plasma verteilen, dann in radialer Stellung an die Peripherie zurückwandern (Fig. 360, *5*), um nun erneut gegen die Mitte vorzudringen. Erst jetzt werden die Zoosporenportionen gesondert.

Die Zoosporen treten aus dem Sporangium meistens an dessen Spitze aus. Die Membran öffnet sich durch Zerreißen oder Verquellen, und in manchen Fällen, z. B. bei Choristocarpus wird ein regelmäßig umschriebener Porus gebildet. Der Öffnung wird nicht selten durch eine mit Verschleimung oder Verquellung verbundene Verdickung der Membran vorgearbeitet und Kuckuck sah außerdem bei Cylindrocarpus eine Ansammlung farblosen Plasmas (Fig. 360, *6*). Die Erscheinung ist vielleicht ziemlich verbreitet.

Die entleerten Häute bleiben häufig noch lange erhalten und speziell bei den Sphacelarien, aber auch bei vielen anderen Phaeosporeen wächst die Stielzelle in den Hohlraum ein, um ein neues Sporangium zu bilden. Das kann sich mehrmals wiederholen.



Fig. 361. *Ectocarpus globifer*. Original Kuckuck. Schwärmer.

Die aus den unilokulären Sporangien entleerten Schwärmer haben meistens Birnform, sie sind lebhaft beweglich und zwar mit Hilfe der Cilien, welche seitlich inseriert sind, wie das schon Thuret erkannte. Eine derselben ist, das weiß jedermann, nach vorn gerichtet, die andere nach rückwärts. Sie entspringen an dem roten Augenfleck, der hier stets seitlich sitzt und wiederum mit einem Chromatophor in Verbindung steht; das ist eine Erscheinung, die auch in anderen Familien genau so wiederkehrt (Fig. 360, *7*).

Gewöhnlich ist ein Chromatophor gegeben, welches sich, mantelartig gebogen, am dickeren Ende befindet. Durchaus nicht selten aber sind in den verschiedensten Gruppen Schwärmer mit ziemlich zahlreichen linsen-scheibenförmigen Phaeoplasten (Fig. 361, *9*). Da diese sich am Hinterende sammeln, bleibt das vordere frei und farblos. Ein meistens etwas vorgeschobenes Scheibchen trägt den Augenfleck, an welchem auch die beiden Geißeln inseriert sind. Die Zahl der Chromatophoren in den Zoosporen ist vielleicht nicht ohne Bedeutung für die Unterscheidung größerer oder kleinerer Gruppen unter den Phaeosporeen.

Die aus den unilokulären Sporangien austretenden Schwärmer wurden niemals in Kopulation gefunden, sie keimen direkt, verdienen also den Namen Zoosporen ohne allen Zweifel.

Sauvageau betont, daß diese bei Elachistea, Myrionema u. a. langsamer keimen als die Schwärmer aus plurilokulären Sporangien. Ich meinerseits konnte diese Wahrnehmung an Pilayella litoralis u. a. nicht machen.

Vor der Keimung setzen sich die Zoosporen mit Hilfe der Vordergeißel fest. Diese bildet an ihrer Spitze eine kleine, saugnapfähnliche Verdickung. Unter schlängelnder Bewegung der Geißeln wird (Fig. 360, *8*) die Zelle selber an das Substrat herangezogen, während die Vordergeißel

mit dem vorderen Zellende verschmilzt. Dann fließt nach KUCKUCK Plasma an der Cilie entlang und sorgt für weitere Befestigung (Fig. 360, *8*). Schließlich findet Abrundung des Ganzen statt und Umhüllung mit Membran. Die Hintergeißel vereinigt sich ebenfalls mit dem dickeren Zellende.

Die Schwärmer mit zahlreichen Chromatophoren runden sich häufig ab ohne sich mit der Vordergeißel festzusetzen (Fig. 361).



Fig. 362 n. THURET, REINKE u. KUCKUCK. Plurilokuläre Sporangien von *Phaeosporeen*. *1—3 Stictyosiphon tortilis* in verschiedenen Entwicklungsstadien. *4 Ectocarpus ovatus*. *5 Ect. siliculosus*. *6 Kjellmania sorifera*. *7 Ect. Reinboldi* *8 Ect. Holmesii*; Durchwachsung der leeren Hüllen.

γ) Die Gametangien

entstehen den unilokulären vielfach homolog, Abweichungen wurden früher bereits erwähnt; gewisse Variationen können an der gleichen Spezies auftreten.

Die kurzen Seitenäste oder die Aussprossungen der Rinde usw. welche zur Bildung von Gametangien bestimmt sind, werden durch rasch

aufeinanderfolgende Querwände in Scheibenzellen zerlegt, und dabei kann es (Microspongium, Ascocyclus Fig. 303) sein Bewenden haben. Meistens aber setzen in diesen Scheiben Längsteilungen ein und so entstehen fast würfelförmige Zellen mit festen Wänden. Jedes Fach enthält einen relativ großen Kern, und es zeigt sich auch besonders bei jenen Arten, bei welchen jeder Schwärmer nur ein Chromatophor enthält, die Neigung, die Farbstoffträger von der Wandung weg in eine radiale Stellung zu bringen. Diese Profilstellung ist häufig recht auffallend (Fig. 362 *4*).

Die Vorgänge sind aber in unserer Gruppe nicht ganz einheitlich. Bei Stictyosiphon z. B. spielen sich einige Kern- und Chromatophoren-

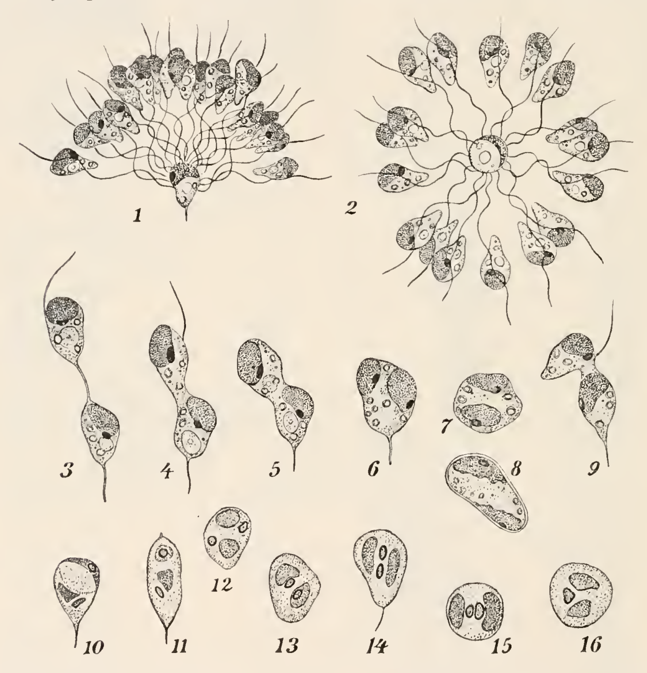


Fig. 363. Kopulation der Gameten bei *Ectocarpus siliculosus* n. Berthold u. Oltmanns. *1—9* n. d. Leben. *10—16* n. gefärbtem Material.

teilungen in den jungen Gametangien ab, ehe zwischen jenen feste Wände gebildet werden (Fig. 362, *1*) und bei Lithoderma werden alle Kernteilungen vollzogen, erst dann beobachtet man die trennenden Wände. Damit nähern sich die Vorgänge offenbar denen in den unilokulären Sporangien. Es muß aber wohl festgehalten werden, daß die trennenden Schichten und Lamellen bei diesen letzteren erst zum Vorschein kommen, wenn die Schwärmer völlig geformt sind, während die Wände in den Gametangien meist vor diesem Zeitpunkt angelegt und ausgebaut werden.

Mag die Wandbildung früh oder spät erfolgen, der Inhalt jedes einzelnen Zellchens wandelt sich in toto zu einem Schwärmer um und diese schlüpfen nun auf verschiedene Weise aus.

All- und altbekannt ist Thurets in Fig 362, *5* wiedergegebenes Bild: die festen Zellwände, welche die eben gebildeten Schwärmer noch trennen, werden bis auf wenige ring- oder balkenförmige Reste, welche besonders die ersten Wände noch markieren, aufgelöst; dann öffnet sich das ganze Sporangium meist an der Spitze und die Schwärmer treten, zunächst in etwas Schleim gehüllt, heraus, lösen sich aber rasch aus diesem und eilen davon. Wo die Wände sehr zeitig der Zerstörung anheimfallen, kann ein unilokuläres Sporangium vorgetäuscht werden. Einen anderen Modus repräsentieren Ectocarpus Reinboldi, Lithoderma u. a.

Bei diesen reißt jedes Fach des Sporangiums seitlich auf, und jeder Schwärmer schlüpft demgemäß einzeln seitlich aus (Fig. 362, *7*), Kjellmania (Fig. 362, *6*) mag einen Übergang zwischen beiden Fällen kennzeichnen. Auch die leeren Hüllen der plurilokulären Sporangien werden, wie Fig. 362, *8* zeigt, durchwachsen und von neuen plurilokulären Sporangien ausgefüllt.

Die hier in Frage kommenden Schwärmer haben wie die ungeschlechtlichen bald einen, bald zahlreiche Chromatophoren, und wenn auch im allgemeinen beiderlei Schwärmerformen gleich sind, ist das doch durchaus nicht Gesetz. Bei der nämlichen Spezies können gelegentlich die unilokulären einen, die plurilokulären Schwärmer mehrere Farbkörper führen, z. B. bei Myrionemen usw.

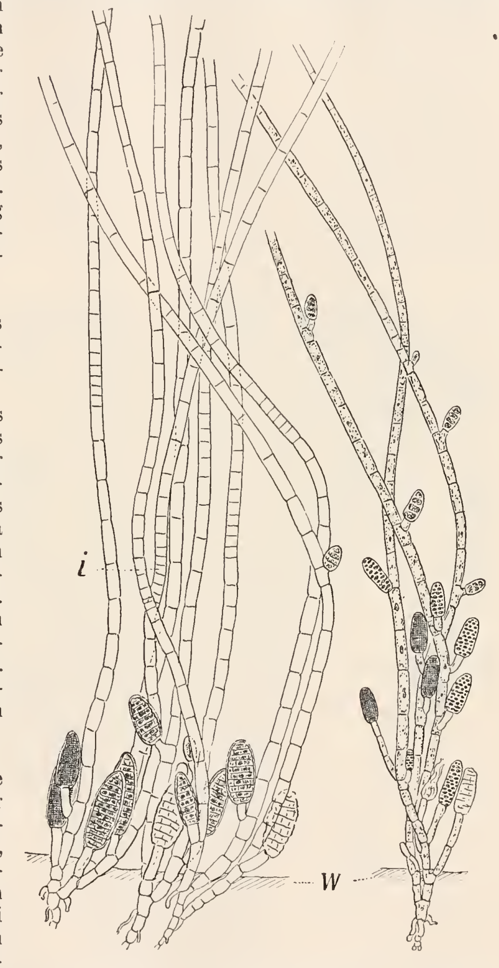


Fig. 364. *Giffordia Lebelii* n. Sauvageau. *w* Gewebe der Wirtspflanze. *i* interkalarer Vegetationspunkt.

δ) Befruchtung.

Die aus den plurilokulären Sporangien ausgeschlüpften Schwärmer sind mindestens zu gewissen Zeiten und unter gewissen Bedingungen Gameten.

Berthold wies das zuerst für Ect. siliculosus und Scytosiphon lomentarius nach, Sauvageau fand später spärliche Kopulationen bei dem gleichen Ectocarpus; ich konnte nach vorübergehenden Zweifeln Bertholds An-

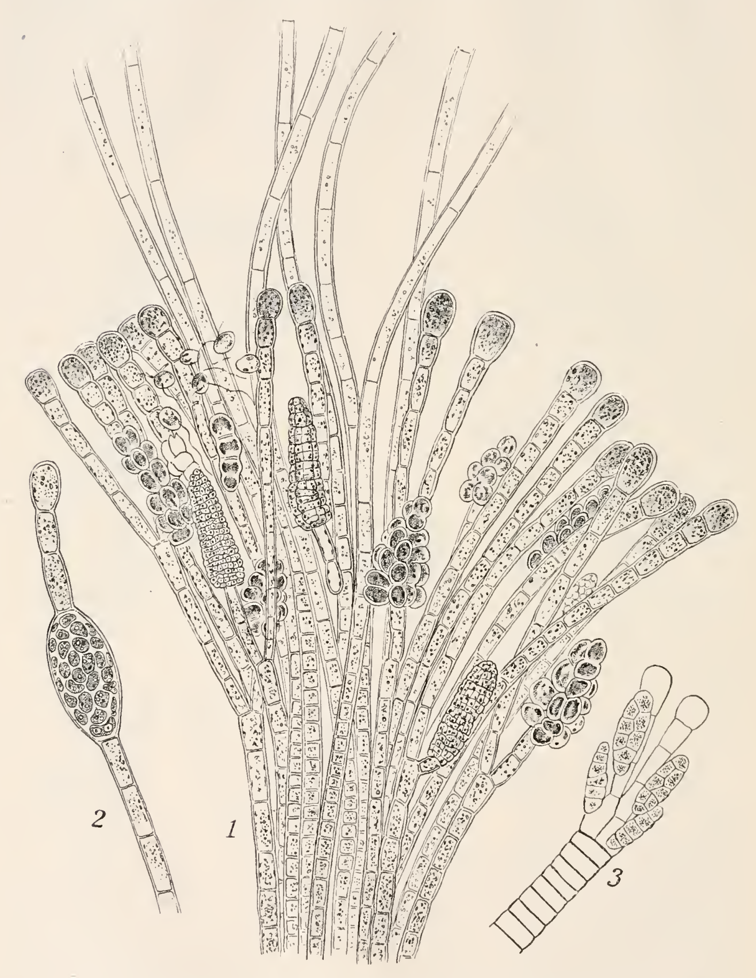


Fig. 365 n. Kuckuck. *1 Nemoderma tingitana*; aufrechte Fäden mit plurilokulären Sporangien. *2* dass. mit interkalarem unilokul. Sporangium.

gaben für Ectocarpus vollauf bestätigen, und Kuckuck beschrieb bald darauf erneut die Sexualität von Scytosiphon. Später beobachtete er sie bei einer Anzahl von Formen, neuerdings macht Kylin Angaben über Asperococcus. Das klassische Beispiel bleibt Ectocarpus siliculosus.

Nach BERTHOLDS Vorschrift isoliert man einige Exemplare desselben in Glasgefäßen. Sie entlassen dann (in Neapel im März-April, etwa bis 9 oder 10 Uhr vorm.) ihre Gameten, und wenn man jetzt Schwärmer von verschiedenen Exemplaren im Hängetropfen vereinigt, sieht man sehr bald eine Anzahl derselben sich am Lichtrande mit der vorderen Geißel (Fig. 363, *1*) festsetzen.

Die Formalitäten der Anheftung sind die gleichen, wie sie oben für die Zoosporen beschrieben wurden.

Die so fixierten Gameten sind die weiblichen; sehr bald nach ihrer Anheftung sammeln sich meist zahlreiche (männliche) Schwärmer von gleicher Größe um die ersteren, heften sich mit der Vordergeißel auf ihnen fest und vollführen eine zappelnde Bewegung (Fig. 363, *1—2*). Nach kurzer Zeit nähert sich eines der Männchen dem festsitzenden Weibchen und beginnt mit ihm zu verschmelzen (Fig. 363, *3—6*). Schon die erste Annäherung eines männlichen Schwärmers an den festsitzenden ist für die übrigen das Signal zum Rückzug.

Die Verschmelzung erfolgt meistens derart, daß das farblose Ende des Männchens auf das chromatophorenführende des Weibchens trifft, doch sind mannigfache Ausnahmen keineswegs selten (Fig. 363, *9*). Ist die Vereinigung annähernd vollendet, so rundet sich die Zygote unter Einziehung des Fußes ab, umgibt sich mit Membran und keimt (Fig. 363, *8*) schon binnen 24 Stunden. Während die Kerne sich natürlich vereinigen, verschmelzen die Chromatophoren nicht, deren Augenflecke sind sogar noch recht lange sichtbar (Fig. 363, *8*).

Die Kopulation der Ectocarpus-Gameten ist oft vergeblich gesucht worden, immerhin mehrten sich in neuerer Zeit die Befunde. Ectocarpus siliculosus wurde bei Neapel im März und April nur von wenigen Beobachtern in Kopulation gefunden, KUCKUCK vermißte diese an der gleichen Pflanze im Juni auf Helgoland, sah sie reichlich und regelmäßig fast alljährlich im Juli und August. Am besten reagierte ihm auf Helgoland im Januar und Februar Lithoderma fatiscens; der Sexualakt bleibt fast nie aus. Auch Stictyosiphon gab reichlich Zygoten. Demgegenüber kopulierten bei Scytosiphon von 100 Gameten auf Helgoland etwa 1, an den marokkanischen Küsten keiner. Mit Phyllitis war in Helgoland nichts anzufangen, in Rovigno vollzog sich alles glatt und leicht. Solcher Beispiele werden mit der Zeit wohl noch mehr zur Kenntnis kommen (s. KYLIN).

Die Gründe für die fraglichen Erscheinungen liegen naturgemäß nicht klar. Nur ganz allgemein darf man schon annehmen, das die Außenwelt (Wassertemperatur, Licht usw.) bestimmend eingreife. Da wäre es denn sehr möglich, daß das Verhältnis der männlichen zu den weiblichen Schwärmern eben durch jene abgeändert wird. KUCKUCK vertritt diese Auffassung und zeigt, daß auf Helgoland die massigen Ansammlungen, von Männchen um die Eizelle unterbleiben, obwohl sonst die Verschmelzung normal verläuft. Nach ihm wären in Neapel mehr männliche Gameten entwickelt als vor Helgoland. Wo dann die Kopulation unterbleibt, wären entweder nur Männchen oder nur Weibchen zugegen. Das läßt sich wohl hören, namentlich mit Rücksicht auf das, was über Cutleria noch zu berichten sein wird. Aber mir scheint, daß doch in gewissen Fällen beide Geschlechter vertreten sind, daß aber die Geschlechtsstimmung unterdrückt wurde.

Männliche und weibliche Schwärmer, welche nicht kopulierten, gehen keineswegs zugrunde, alle Beobachter sahen beide zu Keimfäden auswachsen. Das vollzieht sich eventuell in demselben Hängetropfen, in welchem sich

bereits Zygoten gebildet hatten. Es würde sich hier um männliche und weibliche Parthenogenesis handeln — wenn der Ausdruck gestattet ist. Vielleicht liegen die Dinge aber noch komplizierter. Schon BERTHOLD erwähnt „neutrale“ Schwärmer, welche auch plurilokulären Sporangien entstammen und ohne jede Kopulation rasch keimen.

Ich glaube sogar bei Ectocarpus siliculosus diese Schwärmer erkennen zu können, da sie durch Umriß, Bewegung und Lichtempfindlichkeit ein wenig von den Gameten abweichen. Die Sporangien (wir wollen sie auch neutrale nennen) freilich, aus welchen sie hervorgehen, sind in diesem Falle von den echten Gametangien nicht unterscheidbar.

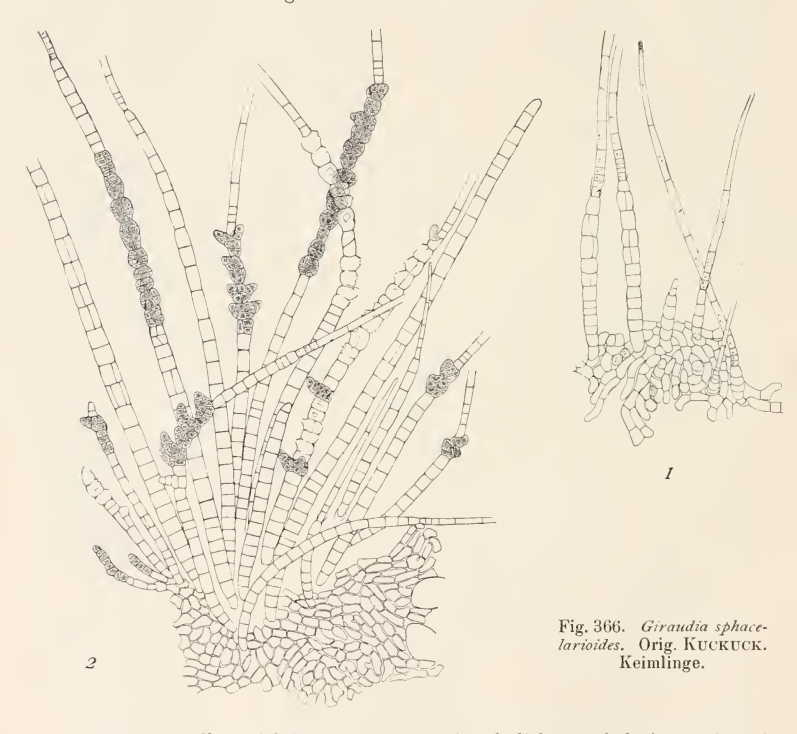


Fig. 366. *Giraudia sphacelarioides.* Orig. KUCKUCK. Keimlinge.

Ist das alles richtig, so hätten wir ähnliche Verhältnisse wie bei Ulothrix u. a. (KLEBS, PASCHER, Bd. I, S. 305) bei welchen ja neben Gameten und Zoosporen noch Mikrozoosporen nachgewiesen wurden. Wir müßten uns dann freilich vorstellen, daß die Außenwelt bald männliche und weibliche Gameten, bald eine Sorte von diesen allein, bald aber neutrale Schwärmer hervorzaubert. Fast möchte man wünschen, daß weitere Beobachtungen diese Dinge vereinfachen. Man würde das hier kaum betonen, wenn nicht die später zu erwähnenden Befunde bei den Giffordiaceen dazu anregten. An sich würde KUCKUCKS Vermutung, daß beim Unterbleiben der Kopulation das eine Geschlecht fehlt, durchaus zur Erklärung der Vorgänge ausreichen.

Die Befruchtungsprozesse bei den Ectocarpaceen sind deshalb von allgemeinem Interesse, weil hier zwar äußerlich gleichgestaltete physiologisch aber verschiedene Gameten vorliegen, wie das so oft schon betont ist. Man kann von männlichen und weiblichen Gameten, wenn man will auch von Eiern und Spermatozoiden reden, was ich freilich als verfrüht ansehe. Sicher aber sind physiologisch verschiedene Gametangien vorhanden und solche waren in BERTHOLDS Versuchen unzweifelhaft auf verschiedene Indi-

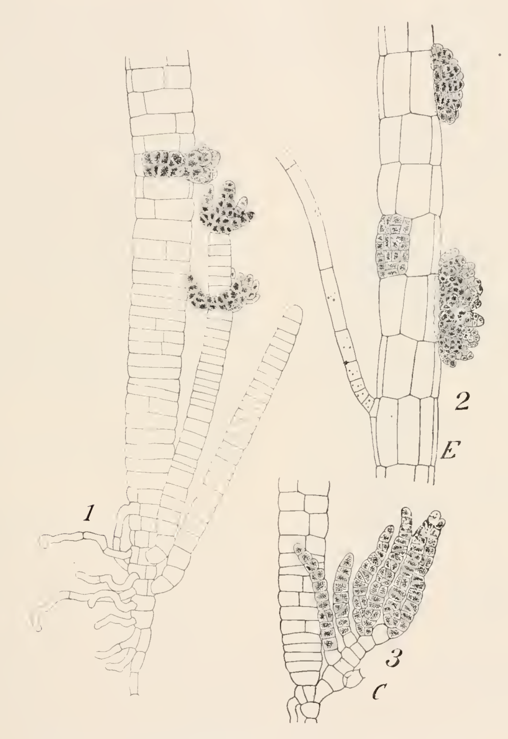


Fig. 367. Orig. KUCKUCK. *Giraudia sphacelarioides.*

viduen verteilt, die Pflanzen erwiesen sich also als diözisch. Dem ist aber schon bei Ectocarpus siliculosus nicht immer so, denn KUCKUCK fand ihn in Helgoland monoezisch. Ausschließlich monoezisch ist auch Lithoderma fatiscens. Man darf annehmen, daß zwischen beiden Extremen genug der Übergänge vorhanden sind.

GOEBEL und REINHARDT haben für einige Ectocarpeen eine völlig isogame Befruchtung angegeben. Die gleichen Objekte konnte bislang niemand nachprüfen. Warscheinlicher sind die Ergebnisse durch die Befunde aus den letzten Jahren nicht geworden. Immerhin bleibt die Möglichkeit be-

stehen, daß in unserer Familie derartiges vorkommt. Wir hätten dann bereits hier einen leichten Aufstieg von der Isogamie zur Oogamie, der nun in den nächsten Gruppen viel augenfälliger wird.

B. Oogame Ectocarpales.

Giffordiaceae.

Die Tatsache, daß die Kopulation bei ganz verschiedenen Gattungen gleichartig verläuft, legte die Vermutung nahe, daß dies auch für die ganze große Gruppe der Ectocarpaceen zutreffe. Indes hat Sauvageau gezeigt, daß in der Gattung Ectocarpus selbst nennenswerte Differenzen auftreten. Seine Untersuchungen beziehen sich auf Ect. secundus, Lebelii, Padinae u. a., welche Batters daraufhin in die neue Gattung Giffordia zusammenstellte.

Giffordia secunda weicht in seiner Wachstumsweise von Vertretern der Gattung Ectocarpus (S. 7) nicht ab, höchstens fällt die einseitige Stellung der Seitenzweige auf (Fig. 368). Andere Giffordien, welche im Gewebe von größeren Algen leben (G. Padinae, Lebelii usw.), lösen ihre Sohlen in Einzelfäden auf und dringen in den Wirt ein. Die über diesen hervorragenden Fäden besitzen einen interkalaren Vegetationspunkt (*i* Fig. 364). Die plurilokulären Sporangien stehen, besonders an jungen Pflanzen, mit Vorliebe unterhalb der letzteren.

Ich scheue mich nicht, auch Nemoderma hier anzuschließen. Sie ist von Bornet und besonders eingehend von Kuckuck studiert worden. Von der Sohle erheben sich ziemlich lange aufrechte Fäden (Fig. 365), welche schwach verzweigt teils in Haare teils in kopfig angeschwollene Assimilatoren auslaufen.

Unilokuläre Sporangien sitzen bei Nemoderma tingitana interkalar in den aufrechten Fäden (Fig. 365, *2*) bei Giffordia wurden sie meines Wissens nicht gefunden.

Mit einer Sohle beginnt auch das Leben der Giraudia, welche Derbès und Solier, Goebel und Kuckuck (Mskr.) eingehender untersuchten. Aus jener erheben sich (Fig. 366, *1*) monosiphone Fäden, welche mit einem scharf abgesetzten Haar gekrönt sind; die Sache erinnert an Jugendstadien von Dictyosiphon oder Scytosiphon. In den aufrechten Zellreihen setzen bald Längsteilungen ein und zugleich erscheint ein basales Meristem. Anfangs wenig ausgeprägt beherrscht es später alle Teilungsvorgänge (Fig. 367). Die Teilungszone ist einreihig, nach oben hin bildet sie indes keulige Fäden, welche durch Längsteilungen parenchymatisch werden, wenn auch keine weitgehende Differenzierung einsetzt. Die Verzweigung ist hypomeristematisch, es entstehen zunächst (Fig. 367, *1*) monosiphone aufrechte Fäden, welche später ebenfalls parenchymatisch werden.

Plurilokuläre Sporangien werden auf verschiedene Weise gebildet. Entweder entstehen sie durch Umwandlung kurzer monosiphoner Fäden, welche unter der Teilungszone hervorsprossen (Fig. 367, *3*), oder es bilden sich Sorussporangien d. h. aus dem Parenchym der aufrechten Äste treten die fraglichen Körper gruppenweise hervor (Fig. 367, *2*). Schließlich können auch wie bei Leptonema interkalare Sporangien (Kuckuck) dadurch gebildet werden, daß die jugendlichen aufrechten Fäden ihre Zellen umwandeln, ehe sie wesentliche Längsteilungen erfahren haben (Fig. 366, *2*).

Schon Bornet hatte an Giffordia secunda (Fig. 368) zweierlei plurilokuläre Sporangien wahrgenommen, einerseits solche mit großen Fächern, welche, intensiv braun gefärbt, relativ große Schwärmer mit zahlreichen

Scheibenchromatophoren entließen, und andererseits sehr hell gefärbte Sporangien mit sehr kleinen Fächern, welche kleine Schwärmer mit minimalem Chromatophor bildeten. SAUVAGEAU zeigte dann, daß die großen Schwärmer sich festsetzen, und daß nun die kleinen jene befruchten (Fig. 368, *2—7*), ebenso wie das für Ect. siliculosus geschildert wurde. Hier liegen also tatsächlich auch in der Form Antheridien und Oogonien, Spermatozoiden und Eier vor, die bei E. siliculosus erst physiologisch angedeutet waren.

Antheridien und Oogonien finden sich bald zusammen auf den gleichen, bald auf getrennten Individuen der Giffordia secunda. Die Antheridien fallen dadurch auf, daß in ihnen die Spermatozoiden zwar genau so angeordnet sind wie in den plurilokulären Sporangien, daß aber feste Zellulosetrennungswände nicht beobachtet werden konnten.

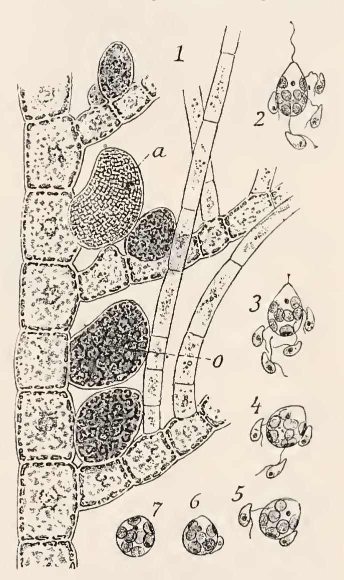


Fig. 368 n. BORNET u. SAUVAGEAU. *Giffordia secunda* (*Ectocarpus s.*) Battes. *1* Zweig mit Antheridien (*a*) und Oogonien (*o*). *2—7* Befruchtung.

Bei den übrigen Gliedern der Gattung Giffordia konnten ebenfalls Organe gefunden werden, welche zweifellos Antheridien und Oogonien sind, obwohl ihre Funktion als solche noch nicht direkt beobachtet wurde.

An den marokkanischen Küsten fand KUCKUCK die Oogonien und Antheridien der Nemoderma tingitana auf den gleichen Pflanzen, aber durchaus getrennt von den unilokulären Sporangien. Er sah das Ausschlüpfen und die Vereinigung der Gameten und schildert sie fast genau so wie SAUVAGEAU bei Giffordia.

KUCKUCK sah die Befruchtung regelmäßig bis Mitte Mai, später blieb der Sexualakt aus, obwohl die Spermatozoiden die Eier in Mengen umschwärmten. Für Giffordia hatte schon vorher SAUVAGEAU Parthenogenesis angegeben. Hier schwinden zu bestimmten Zeiten die Antheridien, die Oogonien entstehen weiter, bilden Eier und diese keimen, wenn auch langsam. KUCKUCK konnte zwischen Zygoten und unbefruchteten Eiern der Nemoderma in der Keimung keinen Unterschied finden.

Zwischen Formen mit typischen Antheridien und Oogonien und dem Ect. siliculosus gibt es vielleicht noch Übergänge, z. B. erwähnt KARSAKOFF, daß Myriotrichia clavaeformis zweierlei Formen plurilokulärer Sporangien habe. In der einen werden 8 größere, in der anderen 16 kleinere Gameten produziert. Gameten verschiedener Art sollen kopulieren. Die Zeichnungen freilich schaffen keine völlige Klarheit und KUCKUCK konnte die Angaben vorläufig nicht bestätigen. Auch bei Myrionema findet SAUVAGEAU verschiedene Formen plurilokulärer Sporangien.

Das alles erwähne ich, weil bei genauer Prüfung vielleicht noch einige oder gar zahlreiche Formen in die Familie der Giffordieen zu versetzen sind.

Sind tätsächlich bei den Ectocarpeen neutrale Schwärmer vorhanden, so muß es bei diesen drei physiologisch verschiedene plurilokuläre Sporangien — zweierlei Gametangien und die neutralen Sporangien geben, und daraus erwächst die weitere Notwendigkeit, den Begriff des Gametangiums zu beschränken und vorläufig nicht mit Kjellman auf alle plurilokulären Sporangien anzuwenden. Die Unterschiede aber hervorzuheben ist deshalb erforderlich, weil Sauvageau bei Giffordia Padinae dreierlei morphologisch verschiedene plurilokuläre Sporangien nachwies. Eine Sorte mit sehr kleinen Fächern nennt er zweifellos mit Recht Antheridien (Fig. 369, *3*), eine mit mittleren Meiosporangien (Fig. 369, *1*) und eine mit großen Fächern Megasporangien (Fig. 369, *2*). Leider besagen die vorliegenden Untersuchungen über die Funktion nichts genügendes, und so weiß man nicht, ob die Meio- oder die Megasporen Eier sind. Die Schwierigkeit, diese Frage zu beantworten, steigt dadurch, daß Meio- wie Megasporen direkt keimen

Danach wäre man geneigt, beide Sorten für im wesentlichen gleichwertig zu halten; das geht aber schon deswegen kaum, weil Sauvageau angibt, daß die ersten Keimungsstufen beider konstant von einander verschieden sind. Danach ist die nächstliegende Annahme, daß die eine Sorte neutrale

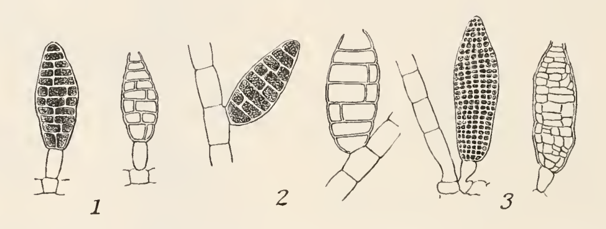


Fig. 369. *Ectocarpus Padinae* n. Sauvageau. *1* Meiosporangien. *2* Megasporangien. *3* Antheridien.

Schwärmer, die andere Parthenosporen darstellt. Weitere Versuche müssen darüber aufklären.

Unsere Auffassung wird vielleicht beanstandet werden. Allein da wir sehen, daß bei anderen Giffordia-Arten Spermatozoiden und Eier scharf differenziert sind, wäre es kaum verwunderlich, wenn in dieser Gruppe auch die neutralen Schwärmer besser herausmodelliert wären als das bei Ectocarpus noch der Fall ist.

Sauvageau fand auch Meio- und Megasporangien bei Myrionema und Ectocarpus virescens. Bei letzterer Form beträgt die Höhe der kleinen Fächer 6—7 μ, die der großen 10—17 μ. Die Keimungsprodukte der verschiedenen Schwärmer, welche keinerlei Sexualität zeigen, sind ebenso merklich verschieden wie bei Giff. Padinae. Antheridien fand man bisfang nicht.

Ähnlich liegen die Dinge bei Giraudia. Derbès und Solier, Berthold und Kuckuck (Mskr.) berichten darüber. Die Meiosporangien treten an den verschiedensten Regionen des Thallus auf, wie oben geschildert. Die Megasporangien aber wurden bislang nur in den Sori (Fig. 367, *2*) beobachtet. Die erstgenannten entleeren kleine Schwärmer mit einem Chromatophor vom Typus der üblichen Zoosporen, die letzteren, nur in wenige Fächer geteilt, geben großen Schwärmern mit mehreren Chromatophoren den Ursprung. Diese möchte man für die Weibchen halten, allein

Kuckuck wie Berthold konnten trotz vieler Bemühungen niemals eine Befruchtung nachweisen. Goebels Angaben erklären sie für irrig.

Ectocarpus granulosus (Fig. 275) muß vielleicht auch in diese Gruppe versetzt werden. Er hat, wie es scheint, Megasporangien (Kuckuck Mskr.). Die großen Gameten gleichen denen von Giffordia. Befruchtung ist nicht beobachtet. Spermatozoiden sind nicht wahrgenommen.

Aplanosporen.

Bei Ectocarpus Padinae und virescens finden sich nach Sauvageau Aplanosporen. Dieselben sind modifizierte Schwärmer plurilokulärer Sporangien, und bei Ect. virescens findet man noch alle Übergänge von beweglichen zu unbeweglichen Zellen. Meistens werden die unbeweglichen Zellen nackt entleert; bisweilen keimen sie schon im Sporangium.

Vielleicht sind Aplanosporen noch weiter verbreitet.

Literatur.

Agardh, J. G., Till Algernes Systematik. Lund's Univ. Års-Skrift 1880/81. **17**. Nr. 4.

Areschoug. J. E., Observationes phycologicae III. Nova acta Upsaliens. 1876—79, ser 3. **10**. Nr. 1.

Arnoldi, M., Streblonema longiseta, n. sp. Flora 1909. **90**, 465.

Barton, S. E., On the structure and development of Soranthera Post. and Rup. Journ. Linnean soc. Bot. 1898. **33**, 479.

—, On the fruit of Chnoospora fastigiata J. Ag. Ebenda 1898. **33**, 503.

Batters, E. A., On the necessity for removing Ect. secundus Kütz. to a new genus. Grevillea 1893.

Berthold, G., Die geschlechtl. Fortpflanzung der eigentlichen Phaeosporeen. Mitt. aus d. zool. Stat. Neapel 1881. **2**, 401.

Börgesen, F., The marine algae of the Danish Westindies I. Dansk bot. Arkiv 1913, **1**; 1914, **2**.

Bornet, Ed., Note sur quelques Ectocarpus. Bull. soc. Bot. de France 1891. **38**, 353.

—, Note sur l'Ectocarpus fulvescens Thuret. Revue général de botanique 1889. **1**.

—, Les algues de Shousboe. Mém. de la soc. des sc. nat. de Cherbourg 1892. **28**, 164.

Buffham, T. H.. The plurilocular zoosporangia of Asperococcus bullosus and Myriotrichia clavaeformis. Journ. of bot. 1891. **29**, 321.

Falkenberg, P., Üb. Discosporangium, ein neues Phaeosporeen-Genus. Mitt. d. zool. Stat. Neapel 1878. **1**, 54.

—, Algen im weitesten Sinne. Schenk's Handb. d. Bot. **2**.

Farlow, The marine algae of New-England. 1880.

Gobi, Chr., Über einen Wachstumsmodus des Thallus der Phaeosporeen. Bot. Ztg. 1877. **35**.

Goebel, R., Zur Kenntnis einiger Meeresalgen. Bot. Ztg. 1878. **36**, 177.

—, Die Brauntange des finnischen Meerbusens. Mém. de. l'Ac. imp. des sc. de St. Pétersbourg 1874, 7 sér. **21**. Nr. 9.

Gran, H. H., Algevegetationen i Tønsbergfjorden. Christiania Vidensk. Selskabs Forhandlingar 1893. Nr. 7.

Henckel, A., Sur l'anatomie et la biologie des algues marines Cystoclonium purpurascens (Huds.) Kütz. et. Chordaria flagelliformis (Müll.) Ag. Scripta Botan., Univ. Petropolitanae 1902. **19**.

Janczewski, E. de, Obs. sur l'accroissement du Thalle des Phéosporées. Mém. de la soc. des sc. nat. de Cherbourg 1875. **19**, 97.

Jönsson, B., Zur Kenntnis des Baues u. d. Entwickelung des Thallus bei den Desmarestieen. Lunds's Universitets Aarskrift 1901. **37**. 2. Nr. 6.

Johnson, Th., Observations on Phaeozoosporeae. Ann. of bot. 1891. **5**, 135.

—, Pogotrichum hibernicum n. sp. Sc Proc. of the royal Dublin soc. 1893. **8**, 1.

Karsakoff, N., Quelques remarques sur le genre Myriotrichia. Journ. de bot. 1892. **6**, 433.

Kjellman, F. R., Om Fucoidéslägtet Myelophycus Kjellm. Svensk. Vetensk. Akad. Handl. Bihang. 1893. **18**, 3. Nr. 9.

Kjellman, F. R., En för Skandinaviens flora ny Fucoidé: Sorocarpus uvaeformis Pringsh. Bot. Not. 1891. 177.
-, Undersökning af några til slägtet Adenocystis (Hook fil. et Harv.) hänförda alger. Svenska Vet. Akad. Bihang 1889. 15, 3. Nr. 2—3.
—, Phaeophyceae (Fucoideae) in Engler-Prantl. natürl. Pfl.-Familien I, 2.
—, Handbok i Skandinaviens Hafsalgflora. I Fucoideae Stockholm 1890.
—, The algae of the arctic sea. Kgl. svenska Vetensk. Akad. Handlingar 1883. 20. Nr. 5.
—, Beringhafvets Algflora das. 1889. 23. Nr. 8.
Klebahn, H., Beobachtungen über Pleurocladia lacustris A. Br. Ber. d. d. bot. Ges. 1895. 13, 93.
Kuckuck, P., Beiträge z. Kenntnis der Ectocarpus-Arten der Kieler Föhrde. Bot. Zentralbl. 1891. 48, 1. Diss. Kiel 1891.
—, Über einige neue Phaeosporeen der westlichen Ostsee. Bot. Ztg. 1895. 53, 175.
—, Bemerkungen z. marinen Algenvegetation v. Helgoland I. Wiss. Meeresunters. Abt. Helgoland, N. F. 1.
—, Bemerkungen zur marinen Algenvegetation von Helgoland II. Ebenda. N. F. 2.
—, Beitr. z. Kenntnis der Meeresalgen. Ebenda. N. F. 2.
—, Beiträge zur Kenntnis der Meeresalgen. Ebenda. N. F. 3, 13—83.
—, Über die Paarung von Schwärmsporen bei Scytosiphon. Ber. d. d. bot. Ges. 1898. 16, 35.
—, Ectocarpus siliculosus Dillw. f. varians ein Beispiel f. außerordentl. Schwankungen der plurilok. Sporangienform. Ber. d. d. bot. Ges. 1892. 10, 256.
—, Beiträge zur Kenntnis der Meeresalgen. 10. Neue Untersuchungen über Nemoderma Schousboe. 11. Die Fortpflanzung der Phaeosporeen. Wiss. Meeresunters. Abt. Helgoland 1912. N. F. 5, 119—205.
—, Über Zwerggenerationen bei Pogotrichum und über die Fortpflanzung von Laminaria. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1917. 35, 557—578.)
Kylin, Harald, Studien über die Algenflora der schwedischen Westküste. Diss. Upsala 1907.
—, Studien über die Entwicklungsgeschichte der Phaeophyceen. (Svensk. bot. Tidskr. 1918. 12.
Life, A. C., Vegetative structure of Mesogloea. Missouri bot. garden. Ann. Rep. 1905. 16, 157.
Mitchell, M. O. and F. G. Whitting, On Splachnidium rugosum Grev. usw. Phycological Memoirs 1892. 1, 1—9.
—, On the structure of Hydroclathrus Bory. Phycol. Memoirs 1893. t. 2, 53.
Murbeck, Sv., Über den Bau und die Entwickelung von Dictyosiphon foeniculaceus (Huds.) Grev. Videnskabsselsk. skr. math. naturvid. Kl. Christiania 1900. Nr. 7.
Murray, G., On Cladothele Hook. f. et Harvey (Stictyosiphon Kütz). Journ. of bot. 1891. 29, 193.
—, On the Cryptostomata of Adenocystis, Alaria and Saccorrhiza. Phycol. Memoirs 1893. 2. Nr. 10.
—, Introdcution to the study of seaweeds. London 1895.
Oltmanns, Fr., Über Scheinkopulation bei Ectocarpeen u. anderen Algen. Flora 1897. 83, 398, mit Bemerkungen von Berthold.
—, Über die Sexualität der Ectocarpeen. Flora 1899. 85, 1.
Pringsheim, N., Beitr. zur Morphologie der Meeresalgen. Abh. d. Berl. Akad. 1861.
Reinke, Über die Entwickelung von Phyllitis, Scytosiphon u. Asperococcus. Pringsh. Jahrb. 11, 262.
—, Algenflora der westlichen Ostsee deutschen Anteils. Ber. d. Komm. zur Erf. deutscher Meere in Kiel 1888.
—, Atlas deutscher Meeresalgen. Kiel 1889—92.
—, Lehrb. der Botanik. Berlin 1880.
Roe, M. L., A contribution to our knowledge of Splachnidium. Bot. Gaz. 1916. 62, 400.
Rosenvinge, L. K., Grønlands Hafalger. I. Meddelelser om Grönland 1895. 3. auch unter dem Titel: Algues marines du Groenland. Ann. des sc. nat. 1893.
—, Deuxième mém. sur les algues marines du Groenland. Meddelelser om Grønland 1898. 20.
Sauvageau, C., Note sur l'Ectocarpus Battersii Bornet. Journ. de bot. 1894. 8.
—, Note sur l'Ectocarpus pusillus Griff. Ebenda 1895. 9.
—, Note sur l'Ectocarpus tomentosus Lyngh. Ebenda 1898. 9.
—, Sur les sporanges pluriloculaires de l'Asperococcus compressus. Ebenda 1895. 9.
—, Sur le Strepsithalia, nouveau genre de Phéosporées. Ebenda 1896. 10.
—, Sur la membrane de l'Ectocarpus fulvescens. Ebenda 1896. 10.
—, Sur quelques Myrionémacées. Ann. des sc. nat. bot. 1898. 8 sér. 5.
—, Observations relatives à la sexualité des Phéosporées. Journ. de bot. 1896. 10, 357.
—, Sur l'Ectocarpus virescens Thur. et ses deux sortes de sporanges pluriloculaires. Ebenda 1896. 10.
—, Remarques sur la reproduction des Phéosporées et en particulier des Ectocarpus. Ann. sc. nat. bot. 1896. 8 sér. 2, 223.

Sauvageau, C., La copulation isogamique de l'Ectocarpus siliculosus est-elle apparente ou réelle. Mém. de la soc. des sc. nat. et math. de Cherbourg 1897. **30**, 294.
—, Sur l'apparition, l'envahissement et la disposition du Colpomenia sinuosa. Comptes rendus des séances de la soc. de Biologie Bordeaux 1908, **65**, 751.
—, Le Colpomenia sinuosa au voisinage des huitrières de Marennes. Ebenda 1909. **66**, 805.
—, Sur un nouveau type d'alternance des générations chez les alques brunes (Dictyosiphon foeniculaceus). Compt. rend. ac. sc. Paris 1917. **164**, 89.
Schmitz, Fr., Kleinere Beitr. zur Kenntnis der Florideen. La nuova Notarisia 1894. Ser. 5 (Castagnea).
Skottsberg, C., Remarks on Splachnidium rugosum (L.) Grev. Svensk. Bot. Tidskrift. 1920. **14**, 277—287.
Söderström, E., Über d. anat. Bau von Desmarestia aculeata Lam. Sv. Vetensk. Akad. Handl. 1889. **14**, 3 Nr. 3.
Svedelius, N., Microspongium gelatinosum Rke. en för svenska floran ny Fucoidé. Botaniska Notiser 1899.
Thuret, G., Rech. sur les zoospores des algues etc. Ann. sc. nat. bot. 1850. 3 sér. **14**, 214.
Thuret et Bornet, Études phycologiques 1878.
Weber van Bosse, A., Liste des algues du Siboga. I. Myxophyceae, Chlorophyceae, Phaeophyceae. Monographie **59** der Siboga-Expedition.
Wille, N., Über Pleurocladia lacustris A. Br. und deren systemat. Stellung. Ber. d. d. bot. Ges. 1895. **13**, 106.
Yendo, K., On Haplosiphon filiformis Rupr. Trav. mus. bot. ac. imp. sc. Pétersbourg. 1913. 114—121.

2. Sphacelariales.

Die Sphacelariaceen stellen oft mäßig große, buschige Gebilde vom Habitus eines mittleren Ectocarpus dar, doch kommen robustere Formen auf der einen, zierlich gefiederte oder sonst eigenartig gestaltete Sproßsysteme auf der anderen Seite nicht selten vor.

Charakteristisch für unsere Gruppe ist die große, bisweilen mit bloßem Auge sichtbare Scheitelzelle, welche jeden Zweig krönt (Fig. 370) und durch ihre Teilungen das Parenchym liefert, aus dem mit wenigen Ausnahmen die Sphacelariaceensprosse aufgebaut sind.

Die Scheitelzelle lagert oft in Mengen braune bis fast schwarze Substanzen ein, die Spitzen erscheinen deshalb oft brandig, und so entstand der Name Sphacelariaceen oder Brandalgen (*σφάκελος* = Brand).

Die großen Scheitelzellen, die regelmäßigen Teilungen in ihnen und in ihren Segmenten haben schon früh die Aufmerksamkeit auf sich gelenkt; so sind wir denn durch ältere Forscher, besonders aber durch die Arbeiten von Geyler, Magnus, Pringsheim, Reinke und Sauvageau sowie durch gelegentliche Beobachtungen anderer Autoren recht gut über den Aufbau der Sprosse orientiert. Die Kenntnis der Keimungsgeschichte freilich läßt fast alles zu wünschen übrig; es fehlen Kulturen.

Die Sphacelariaceen sind in allen Meeren verbreitet; sie leben mit Vorliebe epiphytisch, endophytisch oder gar parasitisch auf größeren Algen (Laminariaceen, Fucaceen usw.). Besonders die epiphytischen Formen pflegen eine relativ große und derbe Sohle zu entwickeln, die typisches Randwachstum zeigt und oft mehrschichtig wird; die Parasiten und Endophyten lösen hier wie überall ihre basalen Regionen in Einzelfäden oder doch in größere Lappen auf, die das Gewebe des Wirtes durchsetzen. Besonders charakteristische Fälle dieser Art behandeln wir im allgemeinen Teile des Buches.

Zu erwähnen ist noch, daß viele Sphacelariaceen ihre Sohlen usw. sehr weit entwickeln, ehe sie aufrechte Sprosse treiben. Das erleichtert unverkennbar die Verankerung auf dem Substrat.

Die Sporangien der Sphacelariaceen gleichen im wesentlichen denen der Ectocarpaceen, doch sind sie häufig größer; die unilokulären haben

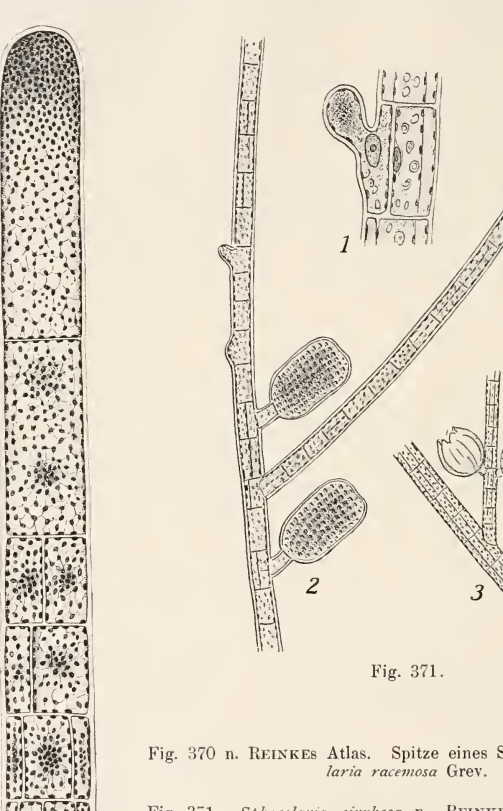


Fig. 371.

Fig. 370 n. Reinkes Atlas. Spitze eines Sprosses von *Sphacelaria racemosa* Grev.

Fig. 371. *Sphacelaria cirrhosa* n. Reinkes Atlas. *1* Anlage eines Sporangiums. *2* plurilokuläre, *3* unilokuläre Sporangien.

Fig. 370.

Neigung, Kugelform anzunehmen, die plurilokulären erscheinen breit zylindrisch bis kugelig (Fig. 371).

Die Zellen der Sphacelarien sind sämtlich dadurch ausgezeichnet, daß sich die älteren Teile ihrer Wände, wie Reinke fand, durch Eau de Javelle schwarz färben. Das kann als Kennzeichen für die ganze Familie betrachtet werden. Bei parasitischen Sphacelarien diffundiert die färbbare Substanz auch in das Gewebe des Wirtes.

Das Protoplasma ist, besonders in den großen Zellen, schaumig; größere Vakuolen aber pflegen zu fehlen (Fig. 372); Swingle zeigte, daß in den Scheitelzellen und in den noch wenig geteilten Segmenten an der Peripherie die Waben größer sind als in den zentralen Teilen, in welchen die Masse dicht schaumig erscheint. Die groß- und kleinwabigen Regionen des Plasmas pflegen scharf gegeneinander abgesetzt zu sein.

Inmitten des kleinwabigen Teiles liegt der naturgemäß große Kern (Fig. 372, *k*). Diesem sitzen nach Swingle und Excoyex ein oder nach der Teilung desselben zwei Centrosomen an und entsenden kinoplasmatische Strahlungen in den Raum der Zelle (s. Bd. 3).

Die Chromatophoren, welche hier sehr klein, dafür um so zahlreicher sind, pflegen der äußersten Wabenschicht eingelagert zu sein, doch bilden sich namentlich in älteren Zellen auch Ansammlungen um die Zellkerne (Fig. 370).

Die plasmatischen Lamellen, welche die wabigen Räume begrenzen, schließen aber nicht bloß die Chromatophoren, sondern u. a. auch noch Physoden ein, von denen später geredet werden soll.

Diese liegen in den Scheitelzellen peripher, in den Segmentzellen aber sammeln sie sich um den Kern (Fig. 372) und häufen sich außerdem bei Teilungen desselben (die übrigens normal verlaufen) um die Zellplatte an.

Wir gliedern die Gruppe in folgende Familien:

a) Sphacelariaceae
b) Cladostephaceae
c) Stypocaulaceae.

Das weicht ein wenig ab von der durch Reinke und Sauvageau gegebenen Anordnung. Svedelius hat ihr in seiner Bearbeitung der Phaeophyceen bei Engler-Prantl im wesentlichen zugestimmt.

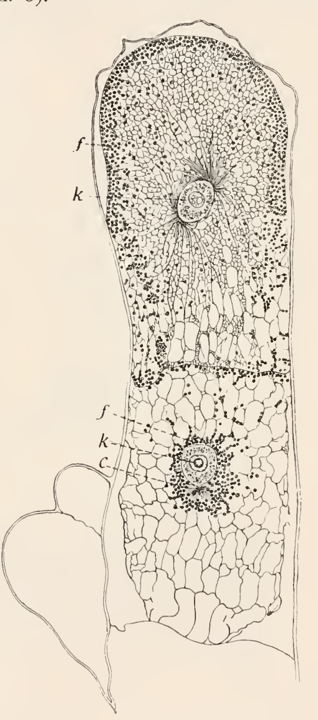


Fig. 372 n. Swingle. Sproßspitze von *Stypocaulon scoparium*. *f* Fettkörper. *k* Kern. *c* Centrosoma.

a) Sphacelariaceae (Hemiblasteae).

Das Verständnis dieser Gruppe vermittelt die einfache Gattung Sphacella Reinke. Kriechende Fäden leben endophytisch oder parasitisch in anderen Algen, über deren Oberfläche erheben sich mäßig zahlreiche, verzweigte Fäden (Fig. 373, *1*), welche nur aus einer einzigen Zellreihe bestehen, Längsteilungen setzen nur ganz vereinzelt ein. Die Fäden wachsen mit Hilfe einer Scheitelzelle, welche zwar scharf ausgeprägt ist (Fig. 373, *2*), aber noch nicht so hervortritt wie bei anderen Sphacelarien. Die Seitensprosse entstehen durch Vorwölbung der Wand am apikalen Ende eines Segmentes. Ob Sphacella eine ganz ursprüngliche oder eine auf Grund des Parasitismus reduzierte Form sei, wie Sauvageau andeutet, wird hier so wenig wie in anderen Fällen sicher zu entscheiden sein. Immerhin handelt es sich um die einfachste Gattung, an welche sich nun Ver-

treter der Gattung Sphacelaria unschwer anreihen; Arten, bei welchen (Fig. 373, *3*) die Längsteilungen in den Segmenten noch nicht übermäßig zahlreich sind und bei denen eine Hauptachse im Verzweigungssystem nicht oder kaum ausgeprägt ist. Dahin gehören Sphacelaria intermedia u. a. Sph. pulvinata, Hystrix und endlich Sph. olivacea. Auch das sind zum Teil parasitische Formen. Sph. olivacea ist epiphytisch mit einer gut entwickelten



Fig. 373 n. Reinke. *1 Sphacella subtilissima*; Fäden mit unilokulären Sporangien. *2* dies.; Ende eines Fadens. *3 Sphacelaria olivacea*. *s* Sohle. *u* unilokuläre Sporangien. *4 Battersia mirabilis*; mehrere Sohlen übereinander.

Sohle. Diese erscheint gelegentlich allein, bildet keine aufrechten Sprosse, läßt aber aus ihrer Oberseite unilokuläre Sporangien hervorgehen. Solche Scheiben nannte Kuckuck Sphaceloderma Helgolandicum. Nach Sauvageau gehören sie zu der Sphacelaria olivacea. Danach läge ein Fall vorzeitiger Sporangienbildung vor (Prosporie), ähnlich wie bei manchen Ectocarpeen (S. 68).

Battersia mirabilis (REINKE) bildet Ralfsia-ähnlich wachsende Scheiben oft in mehreren Lagen übereinander (Fig. 373, *4*). SAUVAGEAU berichtet, daß diese ungefähr so entstehen wie junge Zanardinien auf alten. Der Prozeß ist freilich weniger regelmäßig. Aus den obersten Schichten gehen Büschel kurzer Fäden mit Sporangien auf den Spitzen hervor. Die Fäden sind vielfach ohne Längsteilung. Da die Scheibe sich durch Randwachstum vergrößert, treten Scheitelzellen nur für kurze Zeit bei der Bildung von aufrechten Fädchen in Tätigkeit.

Nach SAUVAGEAU könnte auch die Battersia in den Entwicklungsgang einer aufrechten Sphacelaria gehören. Ist dies aber nicht der Fall, dann dürfen wir sie wohl mit einiger Bestimmtheit als reduzierte Form ansprechen.

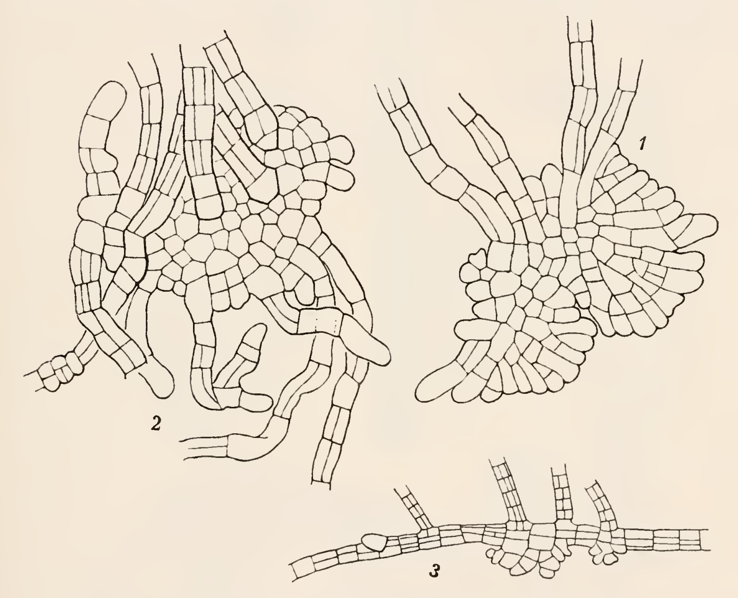


Fig. 374 n. SAUVAGEAU. *1* u. *2 Sphacelaria radicans*. *3 Sph. Novae Caledoniae*.

Den Ausgangspunkt der ganzen Sphacelarienreihe bildet sie kaum, darin muß man SAUVAGEAU wohl beipflichten.

Wir greifen auf Sphacelaria zurück und erwähnen Sphac. radicans, eine ziemlich zarte Form, an welcher auch ein Unterschied zwischen Haupt- und Nebenarten nicht in die Augen springt. Von Interesse sind die basalen Teile der Alge. Diese sitzt mit der üblichen Sohle an der Unterlage fest; aus jener erheben sich natürlich die aufrechten Sprosse, am Rande derselben aber treiben einzelne Zellen zu Ausläufern aus, die ähnlich gebaut sind wie die Hauptsprosse (Fig. 374, *1*, *2*), diese erzeugen wieder Sohlen und aus beliebigen Zellen derselben brechen aufrechte Triebe hervor.

Sphacelaria Novae Caledoniae (Fig. 374, *3*) entsendet auch von der Basis der Sprosse Ausläufer, diese tragen die Langtriebe auf dem Rücken und bilden an den Flanken durch Aussprossung Sohlen.

Etwas größere Formen sind dann Sph. racemosa (Fig. 375, *4*) u. a. Die Spezies zeigt derbere Sprosse; sie läßt gelegentlich schon Lang- und Kurztriebe erkennen und besitzt auch — vielleicht in Abhängigkeit von der Beleuchtung — bisweilen Neigung zur Verzweigung in einer Ebene.

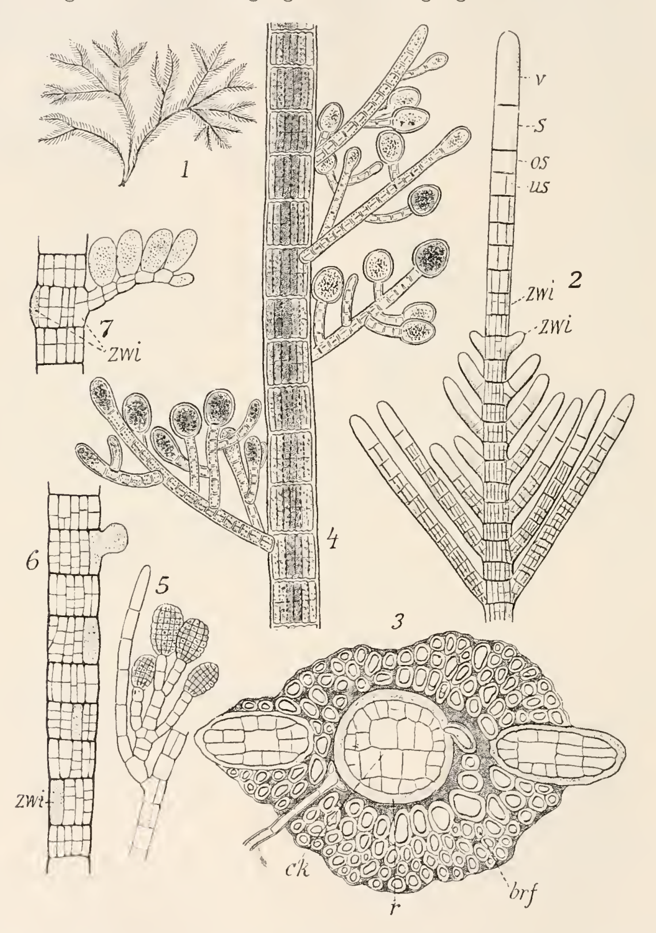


Fig. 375 n. Reinke u. Sauvageau. *1 Sphacelaria plumigera.* Habitus. *2* Sproßspitze von ders. *v* Scheitelzelle. *s* Segment. *zwi* Zweiginitialen. *os* oberes, *us* unteres Segment. *3* Querschnitt durch einen älteren Sproß von ders. Pflanze. *ck* Zentralkörper. *r* Rinde. *brf* Berindungsfäden. *4 Sphacelaria racemosa*; Sproß mit Fruchtästen. *5 Schpacelaria bracteata*; Fruchtast. *6 Sphacelaria Reinkei*; Sproß mit Zweiginitialen (*zwi*). *7* dies.; Fruchtast aus einer Zweiginitiale hervorgegangen.

Beide Eigenschaften sind bei Sph. plumigera (Fig. 375, *1. 2*) völlig zur Regel geworden. Die Pflanze erzeugt immer in der gleichen Ebene

Astpaare, welche zum großen Teil ein begrenztes Wachstum haben, nur einzelne von ihnen werden zu Langtrieben und erzeugen ihrerseits wiederum Kurztriebe.

Das leitet hinüber zu Chaetopteris plumosa, einer stattlichen Form, welche ebenfalls typische Lang- und Kurztriebe hat — alle in einer Ebene gelegen.

Die Scheitelzelle der meisten bisher genannten Formen ist ziemlich lang zylindrisch (Fig. 375, *2*); sie gliedert durch Querwände zylindrische Segmente ab, welche weiterhin in zahlreiche kleinere Zellen von meist regelmäßiger Form zerlegt werden.

Die Beobachtung der Sproßscheitel lehrt, daß allein die Scheitelzelle das gesamte Längenwachstum besorgt, die von ihr abgeschnittenen Segmente strecken sich nicht mehr nennenswert, deshalb wird durch die Teilungen zwar die Zahl der Zellen außerordentlich vermehrt, aber diese werden auch immer kleiner — ein hübsches Beispiel nach SACHS dafür, daß Wachstum und Zellteilung völlig getrennte Dinge sind.

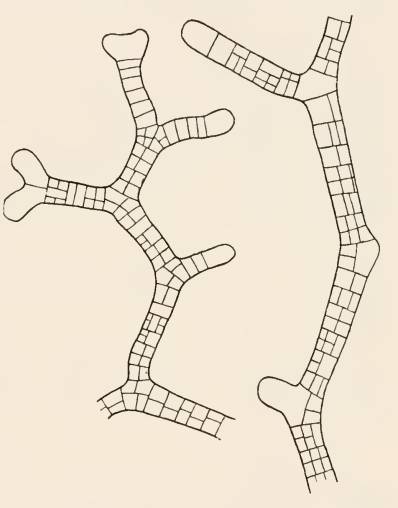


Fig 376. *Disphacella reticulata* n. SAUVAGEAU. Sprosse mit Scheitelzelle.

Das von einer Scheitelzelle abgeschnittene Segment zerfällt durch eine Querwand in Halbsegmente und diese werden in der üblichen Weise durch gekreuzte Längswände in Zylinderquadranten zerlegt. Letztere teilen sich in innere und äußere Zellen. Die äußeren zerfallen dann noch durch weitere Wände, und so entsteht ein Zentralkörper, aus größeren, und eine Rinde aus kleineren in der äußeren Ansicht sehr regelmäßigen Zellen zusammengesetzt (Fig. 375, *3*, *4*).

Die primären Querwände der Segmente bleiben an den Sprossen noch lange erkennbar und so ist leicht zu sehen, daß in dem oberen Halbsegment (*os*. Fig. 375, *2*) nicht alle Zylinderquadranten gleichmäßig aufgeteilt werden; es setzen vielmehr an zwei opponierten Stellen des Sprosses die Wände aus, und so bleiben größere, häufig auch plasmareichere Zellen übrig, die wir Zweiginitialen nennen wollen (*zwi* Fig. 375 *2*), (Pericysten n. SAUVAGEAU), sie dürften keilförmig von der Peripherie bis zum Zentrum des Sprosses reichen. Zwecks Astbildung wölben sich die Initialen vor (Fig. 375, *2*) strecken sich und gliedern durch Wände, die ungefähr senkrecht zu ihrer Wachstumsrichtung stehen, Scheitelzellen ab. Letztere funktionieren genau wie diejenigen des Hauptsprosses, sie liefern durch andauernde Teilung Langtriebe, oder aber durch baldige Sistierung ihrer Tätigkeit Kurztriebe. Im letzten Falle kann die Scheitelzelle dauernd als solche kenntlich bleiben, häufig aber wird sie ganz aufgeteilt oder auch zu einem dornförmigen Organ umgewandelt.

So bei den Sphacelarien mit regelmäßig fiederiger Anordnung der Zweige. Auch bei denen, welche eine zerstreute Anordnung der Äste besitzen,

lassen sich in gewissen Fällen die Zweiginitialen leicht nachweisen, z. B. sind sie nach PRINGSHEIM bei Sph. olivacea resp. radicans, nach SAUVAGEAU bei Sph. Reinkei (Fig. 375, *6*, *7*) ohne weiteres sichtbar, alle Seitenorgane gehen aus ihnen hervor, z. B. der in Fig. 375, *7* wiedergegebene Fruchtast.

Nicht bei allen Sphacelarien springen die Zweiginitialen so in die Augen wie eben geschildert: sie haben wohl nicht immer den dichten Inhalt, aber vorhanden sind sie gewiß, denn die Seitenorgane gehen auch in solchen Fällen aus dem oberen Halbsegment hervor und nachträglich gebildete Seitenorgane fügen sich stets in der für eine Art vorgeschriebenen Weise in die Gesamtanordnung ein.

Besonders bei Entstehung schmaler Äste (Fig. 375, *4*) braucht nicht immer die Initiale ihrer ganzen Länge nach verwendet zu werden; wie MAGNUS zeigte, hat es oft mit einer relativ kleinen Ausstülpung am Oberende der Ursprungszelle sein Bewenden.

Schon aus dem, was wir soeben von den nachträglich entstehenden Zweigen sagten, geht hervor, daß die Initialen nicht überall sofort nach ihrer Entstehung zu Ästen auswachsen; letzteres erfolgt fast nur an den Hauptsprossen gefiederter Arten, überall sonst bleiben viele von ihnen gleich „schlafenden Augen" vorläufig in Ruhe, um sich erst ganz spät oder bisweilen überhaupt nicht zu Fruchtästen, Brutknospen usw. auszugestalten. Das ist wiederum bei Sph. radicans, Reinkei usw. am leichtesten zu verfolgen, weil hier die unbenutzten Initialen überall zwischen den fertigen Zweigen sichtbar bleiben.

Wieweit man nach dem, was wir berichtet, noch von Adventivästen reden darf, muß wohl vorläufig dahingestellt bleiben. Als solche betrachten darf man wohl Seitenorgane, welche bisweilen aus den unteren Halbsegmenten hervorgehen.

REINKE hat die Sphacelarien. welche sich aus dem oberen Halbsegment heraus verzweigen als Hypacroblastae bezeichnet. SAUVAGEAU nennt sie Hemiblasteae und beide sind geneigt diese Eigenart zur Charakterisierung der Gruppen wesentlich benutzen.

Ich glaube aber nicht, daß sie sich allein darauf gründen lasse, und trage kein Bedenken, hierher auch SAUVAGEAUS Gattung Disphacella zu ziehen. Die Sprosse besitzen eine Scheitelzelle, welche in der bekannten Weise Segmente abgliedert. Die Verzweigung ist dann dichotom (Fig. 376); die Scheitelzelle verbreitert sich, sendet Fortsätze nach zwei Richtungen und diese werden abgetrennt, um als normale Scheitelzellen weiterzuarbeiten. Die Pflanze wurde nur an einer Stelle in Grönland gefunden. Könnte sie nicht abnorm sein?

Die Seitentriebe, welche ein beschränktes Längenwachstum haben, sind häufig ganz glatt, häufig aber tragen sie, zumal an den Enden, mehr oder minder zahlreiche, farblose Haare, welche an ihrer Basis mit einem interkalaren Vegetationspunkt wachsen (Fig. 377, *2*—*5*). PRINGSHEIM, REINKE, KUCKUCK, MAGNUS und SAUVAGEAU haben dieselben untersucht. Die Entstehung ist eigenartig. Die Scheitelzelle schneidet durch eine schräg gestellte und ein wenig (uhrglasförmig) gekrümmte Wand an ihrem Oberende eine kleine Zelle ab (Fig. 377, *2*). Das ist die Anlage eines oder mehrerer Haare, wir wollen sie gleich Haarzelle nennen. An letzterer schiebt sich die große Scheitelzelle seitwärts vorbei (Fig. 377, *3*, *4*) und erhält so wieder die Form, welche sie vor der Abgliederung der Haarzelle hatte. Letztere rückt immer mehr auf die Seite (Fig. 377, *4*) und nun entsteht

in der großen Scheitelzelle eine Querwand (*w* Fig. 377, *5*), welche die „Uhrglaswand" unter einem rechten Winkel trifft. Inzwischen hat sich die Haarzelle geteilt und ist zu einer Zellreihe (Fig. 377, *5*) geworden, die sich dann vollends zu dem beschriebenen Haar entwickelt.

Gewöhnlich geht aus der Haarzelle nur ein Haar hervor; bisweilen aber (Sph. radicans u. a.) teilt sie sich durch eine mediane Längswand (Fig. 377, *8*, *9*) und dann entspringt aus jeder Hälfte ein Haar. Die Uhr-

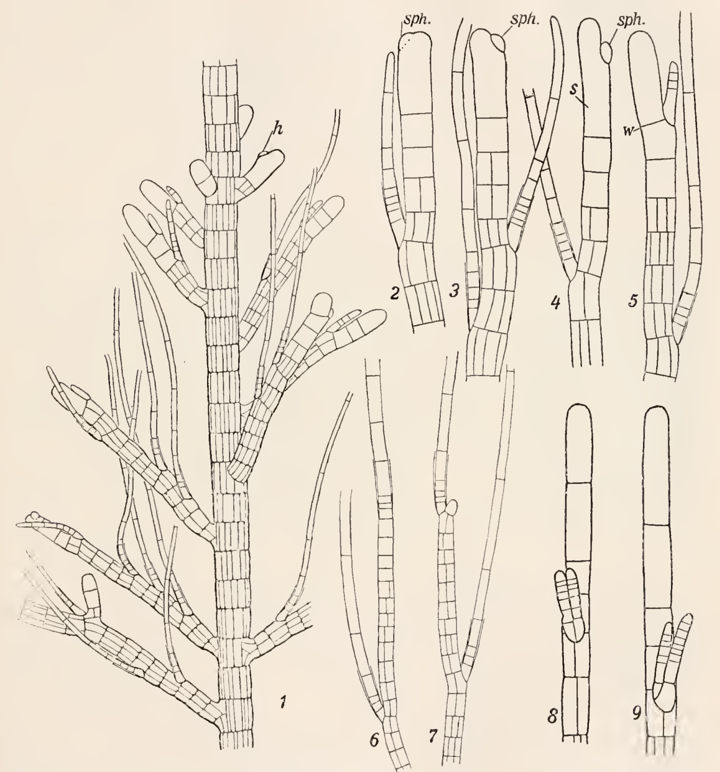


Fig. 377 n. SAUVAGEAU. Verzweigung bzw. Haarbildung. *1 Sphacelaria Hystrix. 2—5 Sph. tribuloides. 6—7 Sph. furcigera. 8—9 Sph. radicans. sph* eigentliche Scheitelzelle, die zur Haarzelle (*h*) wird. *s* Segment. *w* Wand.

glaszelle kann auch 4 Haaren den Ursprung geben, wenn nämlich außer der medianen noch eine transversale Wand in ihr entsteht.

Die meisten Forscher sehen in dem geschilderten Vorgang eine seitliche Verzweigung. Dieselbe ist aber doch nicht so ganz leicht verständlich und deshalb vertrat zuerst MAGNUS, nach ihm SAUVAGEAU mit besonderer Energie den Standpunkt, daß es sich hier um ein Sympodium handle. Die kleine Haarzelle ist für sie die Scheitelzelle (sphacela) (*sph* Fig. 377, *4*), die Zelle, von welcher sie abgeschnitten wurde, das Segment (s. Fig. 377, *4*).

welches seinerseits eine Vorwölbung treibt, die sich nun in die Verlängerung der normalen Gewebe setzt. Diese Auffassung macht ohne weiteres die eigenartige Stellung der ersten Wand (*w* Fig. 376, *4*) verständlich, welche auf die Basalwand der Haarzelle senkrecht aufsetzt. Außerdem kommen Fälle vor, in welchen die Sphacela an der Spitze verbleibt und zum Haar auswächst, ohne daß das unterliegende Segment sich weiter entwickelte (Fig. 377, *6*, *7*), so bei Sph. radicans.

Die soeben beschriebene Art der Verzweigung entspricht dem, was Reinke und Sauvageau akroblastisch nennen, während die Entstehung der Haare bei Sphacelaria radicans schon als eine holoblastische im Sinne Sauvageaus betrachtet werden muß. Sie wird noch leichter verständlich, wenn wir weiter unten andere Verzweigungen in Betracht ziehen.

Obwohl die genannten Forscher mit jenen Bezeichnungen zunächst die Hauptachsen gemeint hatten, sind sie doch sinngemäß wohl auf die Nebenachsen übertragbar.

Bei einigen Sphacelarien (z. B. plumigera) und ganz typisch bei Chaetopteris plumosa herrscht eine besondere Neigung zur Bildung von Berindungsfäden aus den verschiedensten Zellen der Rindenschicht (Fig. 378, *2*, *3*). Sie wachsen bei Sphacelaria plumriga abwärts und bilden durch Verflechtung eine unregelmäßige Schicht um die Hauptsprosse (Fig. 375. *3*); ferner dienen sie an der Basis zur Bildung einer Haftscheibe, welche die Sohle vielfach vollständig verdeckt und natürlich verstärkt. Das Gleiche gilt für die unteren Zonen der Chaetopteris, doch wachsen die Rindenfäden in den oberen Regionen der Sprosse dicht gedrängt mehr weniger schräg nach auswärts (Fig. 378, *4*), und da sie alle annähernd gleichmäßig enden, entsteht ein kompakter, außen relativ glatter Mantel, dessen Aufbau aus Einzelfäden kaum noch erkannt werden kann.

Da die Berindung erst beginnt, nachdem die Zweige fertiggestellt waren, durchsetzen Kurz- und Langtriebe die fragliche Schicht (Fig. 378, *4*).

Uni- und plurilokuläre Sporangien pflegen bei der gleichen Art die gleiche Stellung zu haben, und man kann allgemein sagen, daß Scheitelzellen kürzerer oder längerer Triebe sich in solche Organe umwandeln.

Bei Sphacella, desgleichen bei einfachen Sphacelaria-Arten, wie Sph. olivacea (Fig. 373), cirrhosa (Fig. 371) usw. kann jeder Ast im angedeuteten Sinne funktionieren, besonders häufig werden kurze Seitenäste zur Sporangienbildung verwandt. Die Behälter für die Schwärmer sitzen dann auf kurzem, einzelligem Stiel. Bisweilen fehlt sogar dieser.

Bei den höher stehenden Arten aber, wie Sphacelaria plumigera. racemosa, Reinkei usw. (Fig. 375), bei Chaetopteris (Fig. 378) usw., lassen sich besondere Fruchtäste unschwer von den vegetativen unterscheiden. Solche sind meistens etwas einfacher gebaut als die letzteren, vielfach liegen nur monosiphone Fadensysteme vor, an denen dann auch, wie bei Sphacella u. a., die Sporangien die Spitzen einnehmen.

Bei Sphacelaria entstehen die Fruchtäste wohl immer aus zeitweilig ruhenden Zweiginitialen, wie wir schon oben andeuteten, sind im übrigen aber recht mannigfaltig gestaltet. Die fraglichen Gebilde sind z. B. bei Sph. racemosa u. a. einfach monopodial verzweigte Rispen; bei Sph. Reinkei liegen nach Sauvageau Sympodien vor und bei Sph. bracteata nebst Verwandten wird eine scheinbar axilläre Stellung der Sporangien hervorgerufen. Die Sache liegt hier nach Sauvageau so: der sporangientragende Zweig ist eine Seitenachse des Sprosses, welchen Fig. 375, *5* nur abgebrochen wiedergibt; er hat seinerseits das „Blatt“ als erstes Seitenorgan erzeugt.

Auch sonst kommen noch mancherlei Varianten in der Ausgestaltung der Fruchtäste vor, die event. als Merkzeichen einzelner Artgruppen dienen können.

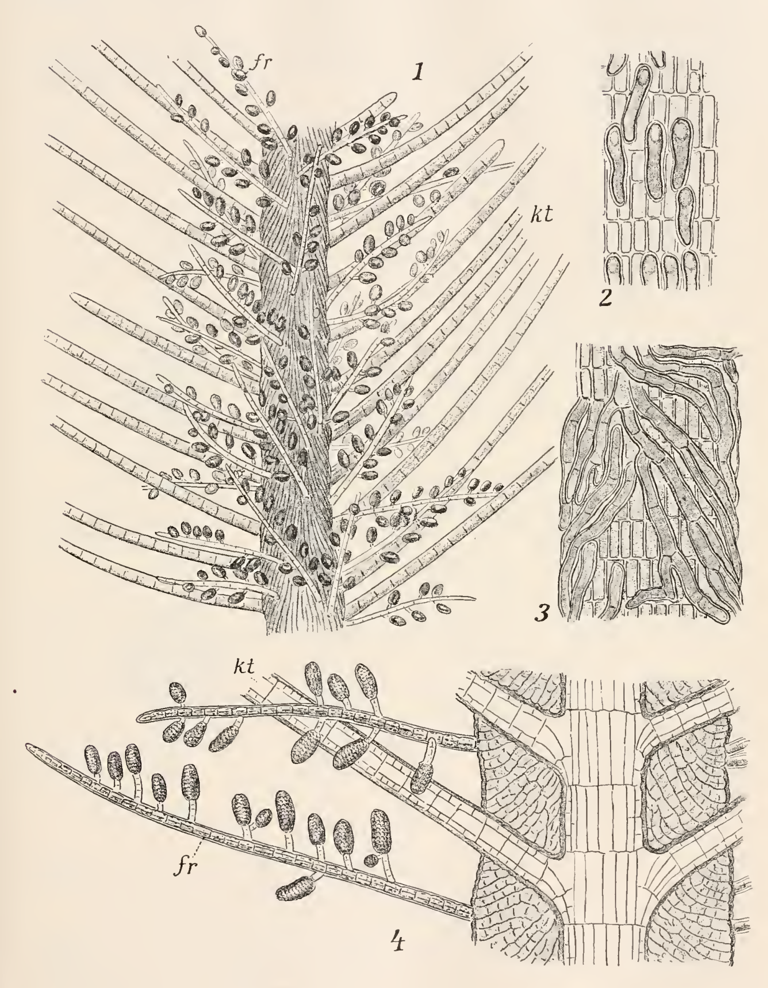


Fig. 378. *Chaetopteris plumosa* n. REINKES Atlas. *1* Sproßstück mit Kurztrieben (*kt*) und Fruchtästen (*fr*). *2*, *3* beginnende Berindung. *4* Längsschnitt durch einen berindeten Sproß.

Die Fruchtäste der Chaetopteris weichen in ihrer Form nicht von solchen der Sphacelarien ab (Fig. 378), entstehen aber ganz anders, nämlich aus den Enden der Berindungsfäden (Fig. 378, *4*). Das zeigt, daß man

auf den Entstehungsort der Fruchtäste keinen zu großen Wert legen darf. Unsere Alge stellt offenbar ein Seitenstück zur Desmarestia auch insofern dar, als hier wie dort die Sporangien auf die Berindungsfäden zurückgehen.

Nicht wenige Arten der Gattung Sphacelaria bilden zwecks vegetativer Vermehrung Brutknospen, welche, wie besonders Pringsheim betonte, einem ganzen Seitensproß gleichwertig sind (vgl. auch Janczewski, Magnus, Reinke, Kuckuck, Sauvageau u. a.).

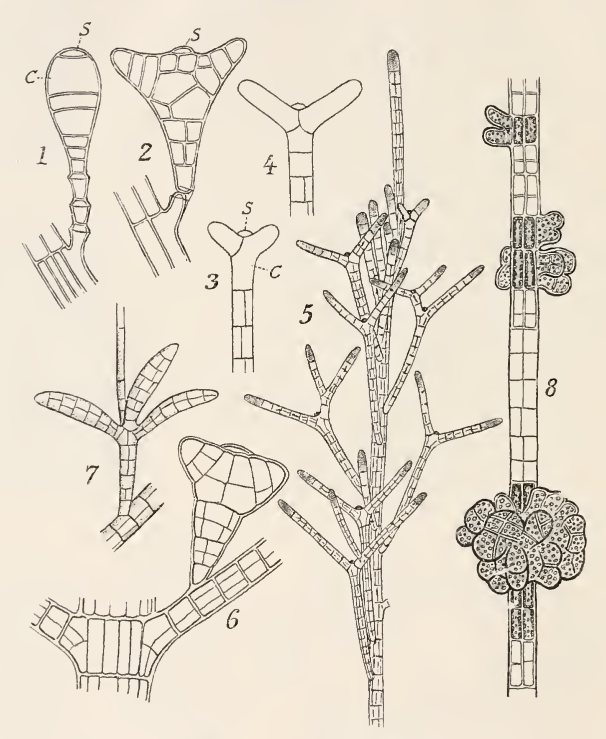


Fig. 379. Brutknospen von Sphacelarien n. Pringsheim, Reinke, Kuckuck. *1, 2 Sphac. tribuloides. 3—5 Sphac. furcigera. 6 Sphac. plumula. 7 Sphac. Hystrix. 8 Sphac. olivacea;* „Brutkörner“. *s* Scheitelzelle. *c* Zentralzelle der Brutknospen.

Aus einer Zweiginitiale treibt ein kurzer, wenigzelliger Ast aus, dessen Scheitelzelle nicht selten etwas anschwillt. Von dieser wird nun durch eine Querwand ganz oben ein kleiner Zipfel abgeschnitten (*s* Fig. 379, *1, 3*). Die große untere Zelle (*c*), welche man immerhin als das Segment der oberen kleinen Scheitelzelle wird betrachten müssen, wächst nun bei Sph. furcigera, ebenso bei biradiata nach zwei Richtungen hin armartig aus (Fig. 379, *3, 4*). Die beiden Arme werden durch schräge Wände sukzedan abgegliedert und wachsen mit Hilfe einer Scheitelzelle zu kurzen Stäbchen heran, welche weit auseinander spreizen (Fig. 379, *5*).

Nicht selten bildet eine junge Scheitelzelle noch einmal eine „Gabelung“ aus, man erhält so drei-, ja vereinzelt vierstrahlige Brutknospen (Fig. 379, *5*). Das dürfte bei Sph. divaricata die Regel sein.

In anderen Fällen entstehen aus der großen zentralen Zelle (*c*) einer Brutknospenanlage drei gleichmäßig abstehende Strahlen, z. B. bei Sph. tribuloides, Hystrix u. a. (Fig. 379, *2*, *7*). Die sukzessiven Teilungen interessieren im einzelnen kaum. Ich verweise auf die Angaben von Pringsheim, Geyler, Reinke, Sauvageau. Von kleinen Abweichungen in den Teilungen usw. hängt es ab, ob die Strahlen lang werden, kurz bleiben usw. Danach richtet sich die Form der Brutknospen, welche für die einzelne Spezies charakteristisch zu sein pflegt.

Zwischen den Strahlen einer Brutknospe (Fig. 379, *7*) entspringt nicht selten ein Haar. Dasselbe geht aus der kleinen uhrglasförmigen Scheitelzelle hervor. Damit scheint mir deutlich ein Hinweis auf die Haarbildungen an den Nebenachsen gegeben zu sein (S. 91). Ganz allgemein ist auch bei den Brutknospen die Scheitelzelle wenig entwicklungsfähig, das unter ihr liegende Segment umsomehr. Die ganzen Vorgänge sind doch wohl eine Stütze für die Magnus-Sauvageausche Auffassung.

Der Stiel der Brutknospen bleibt immer einreihig; er bricht später ab und die Brutknospe wird frei; aus der Zweiginitiale des Stammes aber kann noch wiederholt unter Benutzung des übrig gebliebenen Stumpfes eine neue Brutknospe hervorgehen.

Die in Rede stehenden Organe treiben zu neuen Pflanzen aus, indem die Strahlen sich einfach an ihrer Spitze weiter entwickeln. Die gespreizte Form derselben hat aber vielleicht noch eine Bedeutung. Die Arme könnten als Anker dienen wie die Fortsätze der Trapafrüchte. Der Name Sphac. tribuloides erinnert recht hübsch an den „Tribulus“.

Die Brutknospen sind nicht bei allen Arten der Sphacelarieae nachgewiesen. Wo sie vorkommen, treten sie meist massenhaft auf und dann finden sich die Sporangien oder Gametangien in sehr geringer Zahl. Das eine ist der Ersatz für das andere. Ob freilich solch eine vegetative Vermehrung die anderen Formen der Fortpflanzung ganz unterdrücken könne, ist zweifelhaft. In gewissen Fällen z. B. bei Sphacelaria Hystrix beobachtete Sauvageau, daß sie sich ablösen. Die plurilokulären Sporangien sah er im ersten Frühjahr, dann traten im April und Mai an denselben Exemplaren Brutknospen auf. Durch diese vermehrt sich die Pflanze (in mehreren Generationen) bis zum Herbst, um nun der Beobachtung zu entschwinden.

Pringsheim erwähnt für Sph. olivacea noch B r u t k ö r n e r (Fig. 379, *8*) resp. traubige Haufen dieser Gebilde. Sie entstehen aus den Scheitelzellen oder aus den Zweiginitialen durch wiederholte Teilung. Was aus ihnen später wird, ist nicht sicher bekannt.

Im übrigen können auch losgelöste Äste sich zu einer ganzen Pflanze entwickeln. Ferner werden Scheitelzellen, welche verloren gingen, aus dem darunter liegenden Segment ersetzt. Kurz die Regenerationsfähigkeit der Sphacelarien ist eine recht große.

b) Stypocaulaceae (Holoblasteae).

In dieser Gruppe gehen, wie schon Geyler hervorhob, die Äste nicht aus Teilen der Segmente hervor (hemiblastisch), sondern sie werden in besonderer Weise aus der Scheitelzelle selber herausmodelliert — holoblastisch im Sinne Sauvageaus, etwa nach dem Muster der Kurztriebe bei

Sphacelarien, Cladostephus u. a. Der Typus solcher Formen dürfte in Halopteris gegeben sein, an diese schließen sich Stypocaulon, Phloeocaulon usw.

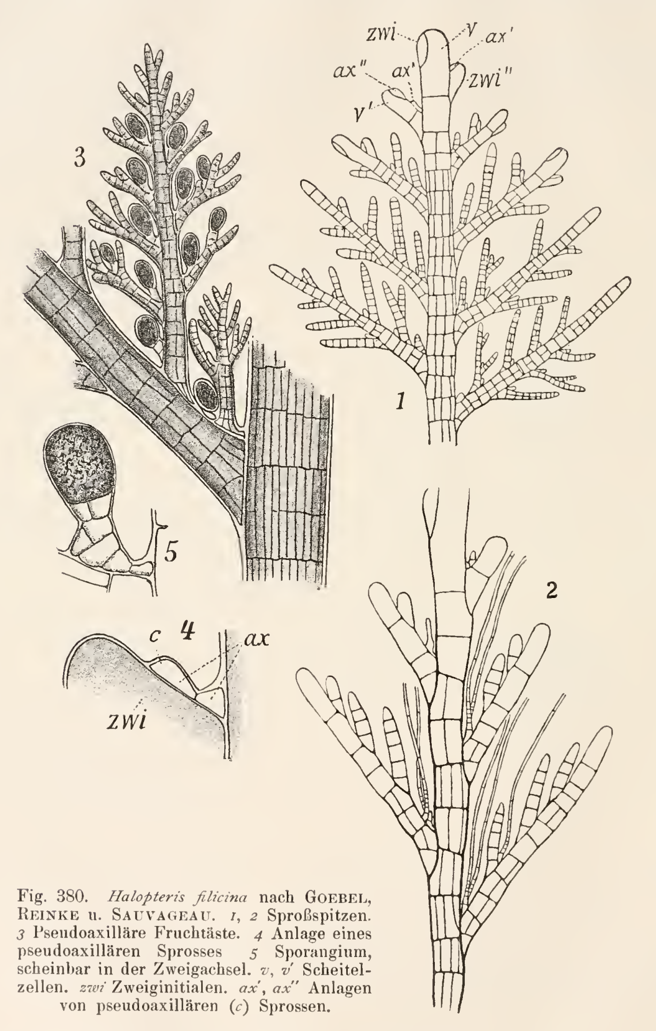


Fig. 380. *Halopteris filicina* nach GOEBEL, REINKE u. SAUVAGEAU. *1*, *2* Sproßspitzen. *3* Pseudoaxilläre Fruchtäste. *4* Anlage eines pseudoaxillären Sprosses *5* Sporangium, scheinbar in der Zweigachsel. *v*, *v'* Scheitelzellen. *zwi* Zweiginitialen. *ax'*, *ax''* Anlagen von pseudoaxillären (*c*) Sprossen.

an. Die äußersten Glieder unserer Reihe erfahren in mehr als einer Beziehung Ausgestaltungen, welche an Phanerogamen weitgehend erinnern.

Halopteris bildet wiederholt gefiederte, äußerst zierliche Sproßsysteme, die der etwa 10—20 cm hohen Pflanze den durchaus angemessenen Namen verschafft haben.

Die Achsen verschiedener Ordnung stehen zweizeilig alternierend (Fig. 380, *1*), die beiden untersten (ältesten) Seitenzweige jedes Sprosses stehen beisammen, so daß sie ungefähr die Achsel des Muttersprosses einnehmen (Fig. 380, *1*, *2*). Diese Stellung mag gleich hier als pseudo-axilläre bezeichnet sein. Ausnahmen davon sind freilich vorhanden.

Den Scheitel der Hauptsprosse krönt eine große Scheitelzelle. Sie zerfällt durch Querwände in die üblichen Segmente, Halbsegmente usw., letztere werden in zentrale und Rinden-Zellen nach Vorschrift zerlegt.

Die Verzweigung beginnt, wie Pringsheim und Magnus zuerst zeigten, damit, daß eine schräg gestellte und etwas uhrglasartig gekrümmte Wand eine Zweiginitiale (Sproß zweiter Ordnung) (Fig. 380, *1 zwi'*) von der Scheitelzelle abtrennt. Durch Wachstum der letzteren wird dann die Initiale ein wenig verschoben, sie erscheint seitlich angeheftet (Fig. 380, *1 zwi''*), und nun wird von ihr nach aufwärts eine kleine Zelle (*ax'*) abgeschnitten. Diese möchte man für eine rein axilläre Bildung halten, alle Beobachter aber stimmen darin überein, daß die Hauptscheitelzelle an ihrer Bildung ganz unbeteiligt sei und daß nur die Zweiginitiale den Ursprungsort dieser pseudo-axillären Anlage darstelle.

Nachdem die Zelle *ax'* angelegt, streckt sich die Initiale und schneidet durch eine Querwand eine Scheitelzelle (*v'*) ab; diese ihrerseits erzeugt zunächst ein Seitenglied *ax''*, welches wiederum der Hauptachse zugekehrt ist und liefert dann weiter in regelmäßiger Alternanz Seitenachsen wie der Hauptsproß.

Die Zellen *ax'*, *ax''* werden zu dem pseudo-axillären Sproßpaar, auf das wir bereits oben hinwiesen. Ein solches tritt in Fig. 380, *3* besonders deutlich hervor. An einer Stelle können auch Haarpaare entstehen (Fig. 380, *2*) ganz so wie bei Sphacelaria radicans, die mit dem eben gesagten erst ganz verstanden werden dürfte.

Die in der geschilderten Weise sich wiederholende Verzweigung kann Sprosse vierter und fünfter, ja höherer Ordnung liefern, doch nehmen die letzten Auszweigungen immer mehr den Charakter von Kurztrieben an, indem sie ihre Scheitelzelle zu einem mehr oder weniger zugespitzten Organ umwandeln, das nicht weiter wächst.

Wie bei den Haarbildungen der Sphacelarien setzen die Wände, welche Segment und Scheitelzelle trennen, stets unter einem rechten Winkel an die einstige Uhrglaswand an. Die Basis eines Zweiges sitzt danach immer der oberen und der unteren Hälfte zweier aufeinander folgender Segmente auf.

Was für die Haarbildungen an den Seitensprossen der Sphacelarien gesagt wurde, gilt auch hier. Man kann sie mit Magnus und Sauvageau als sympodiale, mit andern als monopodiale Bildungen auffassen. Jedenfalls liegt hier der Typus der Holoblastie vor.

Die Keimpflanzen besitzen zunächst einen einfachen, aufrechten Sproß, der sich dann später regelmäßig verzweigt. Sehr zeitig brechen aus den unteren Regionen Hyphen hervor, welche sich gegen das Substrat richten. Zunächst umhüllen sie den aufrechten Sproß, dann breiten sie sich auf dem Substrat aus und bilden mehr weniger breite Sohlen. Aus diesen erheben sich neue Vertikalachsen, die zunächst in ihren Verzweigungen etwas einfacher sind als die erwachsenen. Sie können in solche direkt übergehen, vielfach aber sah Sauvageau, daß diese kleinen Triebe das Wachstum bald einstellen, nachdem sie an ihrer Basis derbere Lang-Triebe erzeugt haben. Das tritt bei Stypocaulon noch viel klarer hervor.

Die Sporangien der Halopteris stehen an Stelle von Kurztrieben letzter oder vorletzter Ordnung (Fig. 380, *3*), und Reinke weist besonders darauf hin, daß sie meistens die Umbildung eines pseudoaxillären Sprosses darstellen. Das geht u. a. sofort aus Fig. 380, *4*, *5* hervor. Erstere stellt die pseudoaxilläre Zelle (*ax*) nach der ersten Teilung dar. Die Zelle *c* wird in vielen Fällen zu einem normalen, vegetativen Ästchen, in anderen aber liefert sie ein Sporangium nebst den Tragzellen desselben (Fig. 380, *5*).

Der Aufbau von Halopteris öffnet nun auch leicht das Verständnis für Stypocaulon, dessen eine Art (St. scoparium) wie Halopteris zweizeilig

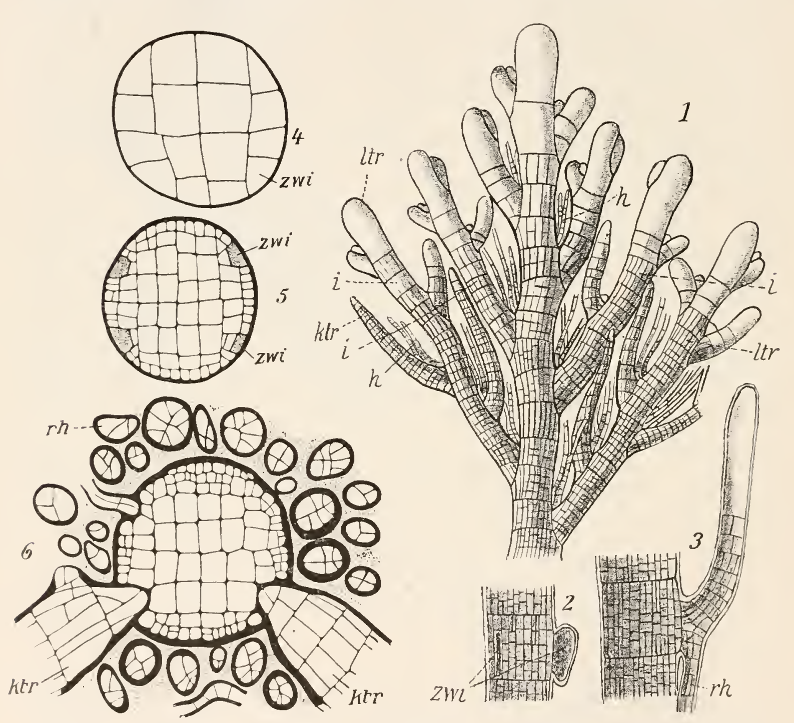


Fig. 381 n. Reinke u. Sauvageau. *1* Sproßspitze von *Stypocaulon scoparium*. *2*, *3* Zweiginitialen und sog. Adventiväste von *Stypocaulon funiculare* mit Rhizoiden. *4*—*6* Querschnitte durch Sprosse von *Stypocaulon*. *ltr* Langtriebe. *ktr* Kurztriebe. *i* Internodien. *h* Haare. *zwi* Zweiginitialen. *rh* Rhizoiden.

alternierende Äste trägt, während eine andere (St. funiculare) allseitig verzweigt ist. Sauvageau zieht beide zu Halopteris.

Die riesigen Scheitelzellen sind auch hier vorhanden (Fig. 281, *1*), sie bilden die Äste wie diejenigen von Halopteris, nur machen sich hier Internodien bemerklich, d. h. einzelne Segmente (*i* Fig. 381, *1*) der Scheitelzelle oder auch Halbsegmente beteiligen sich nicht an der Bildung der Seitenzweige. Einzelheiten über den Vorgang zu geben, scheint mir nicht

erforderlich, ich verweise auf Sauvageau, der alles genau schildert und bemerke noch, daß besonders die ersten Segmente eines Zweiges häufig keine Seitenzweige tragen.

Stypocaulon scoparium bringt es in der Verzweigung nicht so weit wie Halopteris; mit einer zweifachen Fiederung hat es sein Bewenden. Die meisten Äste zweiter und dritter Ordnung werden unter Aufteilung der Scheitelzelle zu Kurztrieben (*ktr* Fig. 381, *1*), nur einige wenige behalten diese und entwickeln sich zu Langtrieben. Eine Vorausbestimmung der letzteren ist nicht zu erkennen.

Die von der Scheitelzelle abgegliederten Segmente erfahren die Längsteilungen, welche Sauvageau in seiner Fig. 381, *4*, *5* angibt. Es entsteht ein Mark und eine kleinzellige Rinde. In dieser werden vier kreuzweis gestellte größere und inhaltsreichere Zellen ausgespart (*zwi*), das sind Zweiginitialen. Sie gehören in erster Linie den oberen Halbsegmenten an, können aber auch aus den unteren gebildet werden; außerdem sind sie nicht immer gleich groß.

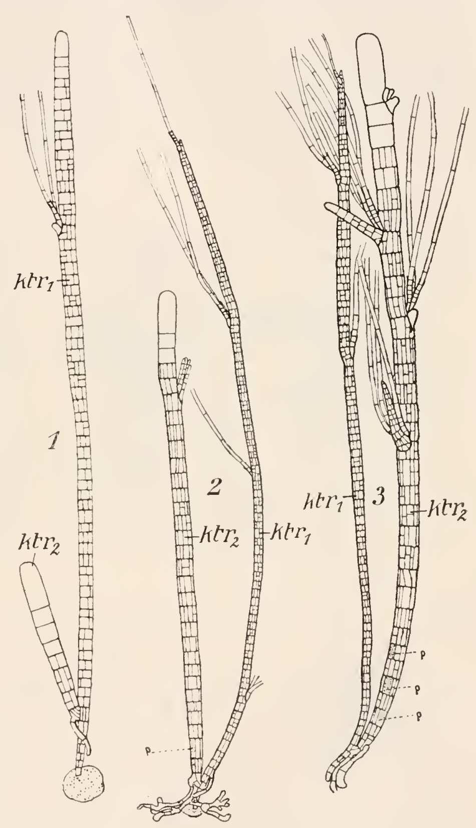


Fig. 382 n. Sauvageau. *1 Stypocaulon scoparium (Halopteris scoparia)*. *ktr* Kurztriebe verschiedener Ordnung. *p* Initialen.

Besagte Zellen ruhen vielfach längere Zeit, einige können durch mehrfach auftretende Wände zu Rindenzellen werden. Die meisten aber treiben später, vielleicht in Abhängigkeit von der Außenwelt, aus. Zunächst entsteht (Fig. 381, *2*) eine öhrchenförmige Zelle und diese wird (Fig. 381, *3*) zu einem Sproß, der an seiner Basis alsbald ein Rhizoid entwickelt, oder auch zu einem Rhizoid allein. Letzteres ist besonders an den unteren Teilen der Pflanze der Fall, dort entsteht dann ein dichter Mantel aus solchen Organen, welcher auch die Basis der Seitentriebe umfaßt (Fig. 381, *6*). Die aus den Initialen gebildeten Äste bleiben meistens ziemlich klein. Sauvageau u. a. sprechen auch hier immer noch von Adventivästen; ich halte diese Bezeichnung für unglücklich, erinnere vielmehr an Ascophyllum

u. a. und betone nochmals, daß die Zweiginitialen auf die ersten Segmente der Scheitelzelle normal zurückgehen. Kurztriebe zu sagen, würde völlig ausreichen.

Die Verfasser erwähnen außer diesen noch Ersatzsprosse usw.

Die Keimlinge von Stypocaulon bilden zunächst eine kleine Haftscheibe. Aus dieser erhebt sich ein aufrechter Sproß mit begrenztem Wachstum (ktr_1 Fig. 382). An dessen Basis bricht eine Achse hervor, die schon etwas derber ist als ihr Vater (Fig. 382, *1*, ktr_2). Mit einer großen Scheitelzelle begabt, wächst sie zu einem Sproß heran, welcher dem erwachsenen Stypocaulon schon ähnlicher ist (Fig. 382, *3*), allein zur vollen Entwicklung gelangt er nicht; er hat aber an seiner Basis zeitig Zweiginitialen (*p*) gebildet und aus einer von diesen geht ein längeres Gebilde hervor, das zum wirklichen Langtrieb wird, doch können sich auch noch ein bis zwei Triebe mit begrenztem Wachstum bilden, ehe der endgültige Sproß zum Vorschein kommt.

Aus den Initialen älterer Sprosse entwickeln sich kaum Langtriebe, auch aus den eben erwähnten Rhizoiden entstehen keine neuen Pflanzen.

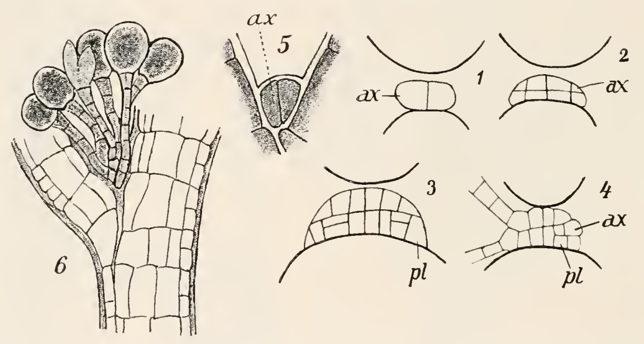


Fig. 383. *Stypocaulon scoparium* n. Reinke u. Sauvageau. *1—4* Entstehung der fertilen Sprosse. *5* Pseudoaxillarzellen. *6* Sporangienhaufen. *ax* Pseudoaxilläre Zellen. *pl* Plazenta.

Dagegen gehen aus Bruchstücken des Stypocaulon Rhizoiden hervor, welche nun große Pflanzen liefern.

Wie aus Fig. 383, *5* ersichtlich, werden genau wie bei Halopteris Pseudoaxillarzellen entwickelt, aber diese produzieren niemals einen normal verästelten Seitenzweig — obschon sie einem solchen entsprechen —, sondern sie rücken vollends in die Achsel und bilden an den sterilen Sproßsystemen Haarbüschel, an den fertilen Sporangienhaufen (Fig. 383, *6*). Zu dem Zwecke teilt sich die Pseudoaxillarzelle (*ax*) durch eine zur Verzweigungsebene parallel d. h. median gestellte Wand in zwei Zellen; es folgt eine Transversal-Wand und aus den so gebildeten vier Zellen gehen zwei transversale Reihen hervor, welche dann die erwähnten Sporangien oder Haare liefern. Reinke bezeichnet den in der Achsel entstehenden Zellkomplex als Plazenta (Fig. 383, *1—4*).

Nicht ganz wenige Arten schließen sich an Stypocaulon scoparium an. Im Prinzip sind sie gleich gebaut, in Einzelheiten natürlich abweichend, darüber berichtet Sauvageau. Erwähnen will ich, das Stypocaulon panicu-

latum Reinke (Halopteris hordacea Sauv.) beim Keimen Knöllchen bildet, aus welchen dann die aufrechten Sprosse hervorgehen.

Sehr interessant sind dann einige Genera, welche sich in ihrer Wachstumsweise unschwer auf Stypocaulon zurückführen lassen. Anisocladus (unter Halopteris bei Sauvageau) wächst wie letztgenannte Gattung, sie produziert aber reichlich verzweigte sogenannte Adventiväste, und diese sind allein die Träger der pseudoaxillär entspringenden Sporangien.

Phloeocaulon, das wie Stypocaulon wächst, erhält sekundäre Berindung und zwar in den oberen Regionen durch Teilung der primären Kortikalzellen, in den unteren durch hyphenartige Berindungsfäden. Hier treten auch wirkliche Adventiväste aus der Basis abgefallener Kurztriebe hervor. Solcher Ersatz der letzteren erfolgt vielleicht periodisch.

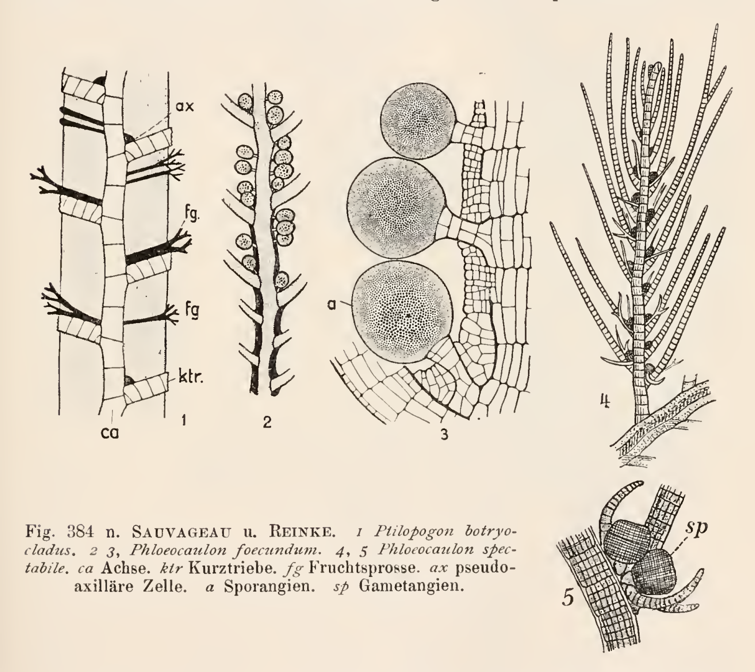


Fig. 384 n. Sauvageau u. Reinke. *1 Ptilopogon botryocladus. 2 3, Phloeocaulon foecundum. 4, 5 Phloeocaulon spectabile. ca* Achse. *ktr* Kurztriebe. *fg* Fruchtsprosse. *ax* pseudoaxilläre Zelle. *a* Sporangien. *sp* Gametangien.

Die Sporangien von Phloeocaulon stehen nach Reinke auf kätzchenartigen Kurztrieben (Fig. 384, *4*), und zwar sind uni- und plurilokuläre Sporangien auf habituell etwas differente Pflanzen verteilt. Die einzelnen Sporangien entstehen wieder aus einer speudo-axillären „Placenta", aber gewöhnlich nur zu zweien nebeneinander (Fig. 384, *5*); interessant aber ist, daß beiderseits von den Sporangien — in transversaler Stellung — kleine Kurztriebe auftreten (Fig. 384, *5*), welche die Vorblätter dikotyler Sprosse imitieren. Danach reden Reinke und Sauvageau auch hier von Deckblättern, Vorblättern usw., um damit auch in der Terminologie die erwähnte Ähnlichkeit zum Ausdruck zu bringen. Ob das zweckmäßig ist, mag dahingestellt werden.

Phloeocaulon foecundum Sauvageau entwickelt außer den axillären Sporangien (*a*) solche an beliebigen Stellen der fertilen Kurztriebe (Fig. 384, *3*). Dann werden die Stiele (Fig. 384, *3*) von der sich verdickenden Rinde umwallt.

Ptilopogon bildet am Hautsproß fiederig verzweigte Kurzstriebe, welche Reinke mit Blättern auch deswegen vergleicht, weil sie zeitig abbrechen; es sind eigentlich nur die Enden der Langtriebe damit versehen. Die dicke Sekundärrinde umschließt die übrig bleibenden Stumpfe (Fig. 384, *1 ktr*).

Schon vor der Rindenbildung werden in den Achseln der Kurztriebe die üblichen Zellen gebildet, doch kommen sie nicht sogleich zur Weiterentwicklung, sie ruhen von der Rinde überwallt (Fig. 384, *1 ax*). Soll die Fortpflanzung beginnen, so wachsen diese ruhenden Augen durch die Rinde hindurch, verzweigen sich an deren Oberfläche und bilden Sporangien.



Fig. 385. Orig. *Cladostephus verticillatus*.

Solche können aber auch an den Sprossen unregelmäßig verteilt auftreten; dann wachsen Zellen der primären Rinde zu etwas derberen Zellreihen aus, diese verlängern sich mit der sekundären Rinde und bilden dann an deren Oberfläche Spornagienbüschel (Fig. 384, *1 fg*).

Weitere Einzelheiten über diese und andere Formen bei Sauvageau.

Wir erwähnen noch Alethocladus, eine von Sauvageau aufgestellte Gattung. Sie hat den Habitus einer mäßig großen Sphacelaria, das Scheitelwachstum aber erfolgt wie bei Halopteris, nur mit dem Unterschiede, daß pseudoaxilläre Zellen niemals gebildet werden. Die Uhrglaszelle wird immer direkt zu einem Sproß. Sauvageau glaubt darauf eine besondere Gruppe gründen zu müssen, er sieht in der Gattung den einzigen Vertreter der von Reinke Acroblastae genannten Formen. Fortpflanzungsorgane sind nicht bekannt, auch der ganze Entwicklungsgang nicht. Einstweilen möchte ich glauben, daß eine Form vorliege, bei welcher die letzte Teilung in der Scheitelzelle unterbleibt, die sonst zu den Haarbildungen usw. führt. Anethocladus könnte rudimentär oder reduziert sein. Wir haben ja auch bei Halopteris einfachere Jugendformen.

c) Cladostephaceae (Polyblasteae).

Die Gattung Cladostephus stellt einen der eigenartigsten Typen unter den Sphacelariaceen dar. Die 10—20 cm hohe Pflanze (Fig. 385) bildet knorpelige, dichotom verzweigte Sprosse, welche mit zahlreichen, vielzähligen Wirteln von Kurztrieben dicht bedeckt sind. So mag die Pflanze im Sommer dreinschauen. Ihre Sprosse erheben sich aus einem oft mehrere Zentimeter im Durchmesser haltenden Basallager, das eine recht bunte Entstehung hat.

Die Keimlinge, welche Sauvageau studierte, geben näheren Aufschluß. Aus den Schwärmern, mögen sie geschlechtlich oder ungeschlechtlich sein,

entsteht zunächst eine kleine Scheibe, die ein auffallendes farbloses Haar trägt. Aus einer beliebigen Zelle treibt sie zunächst einen aufrechten Sproß (Fig. 386, *1*).



Fig. 386. *Cladostephus verticillatus* n. SAUVAGEAU.

Die Basalscheibe wächst durch Randwachstum und alsbald entstehen auf ihr weitere aufrechte Organe. Das alles sind Kurztriebe (Fig. 386, *3—5*). Nach einiger Zeit aber macht sich in ihrer Mitte ein Sproß bemerkbar, der

durch seinen Umfang auffällt. Das ist ein Langtrieb, welcher bald zu der Form auswächst, welche Fig. 386, *6* wiedergibt.

Teils vor, teils nach der Anlage der Langtriebe bilden sich aus der Haftscheibe Ausläufer (Stolonen). Sprosse, gebaut wie die anderen, entstehen entweder aus der Scheibenfläche oder aus deren Rand; sie liegen dem Substrat von Anfang an auf oder krümmen sich auf dieses hernieder (Fig. 386, *5*, *6*). Stets werden sie durch Rhizoiden verankert. Aus der Rückenseite der Stolonen gehen erneut Lang- und Kurztriebe hervor und in Verbindung damit wachsen aus den Flanken Zellen hervor, die sich zu Sohlen zusammenschließen. Die Sohlen haben Randwachstum und sie können nun aus einzelnen Randzellen wiederum Ausläufer bilden, die erneut Kurz- und Langtriebe hervorbringen. Es ist ganz deutlich: Die Stolonen sind liegende Sprosse, die nun genau wie die aufrechten Langtriebe ihrerseits Seitenorgane mit begrenztem oder unbegrenztem Wachstum entstehen lassen. Die Sohlen sind sekundäre Bildungen, bestimmt zur Festheftung und auch zur Überwinterung.

Denn die Cladostephussprosse wachsen im Sommer, fruchten im Winter — an verschiedenen Orten etwas verschieden —, sterben aber dann im wesentlichen ab. Vielfach bleiben nur Stumpfe übrig. Aus diesen, vor allem aus den Basallagern, erheben sich (Sauvageau) im ersten Frühjahr neue Achsen und zwar wiederum teils Lang- teils Kurztriebe. Aus der Basis der ersteren gehen neue Stolonen mit Haftscheiben usw. hervor. Letztere überdecken die alten und so kann ein recht buntes Bild entstehen. Sphacelaria radicans und Sph. Novae Caledoniae dürften Vorläufer dieser Form sein.

Die Langtriebe haben bereits, wenn sie sich über die Ausläufer erheben, eine geradezu klassische Scheitelzelle (Fig. 388, *6*) und diese bleibt denselben zeitlebens eigen. Sie liefert in der bei den Sphacelarien üblichen Weise die Segmente und aus diesen Halbsegmente. Aus solchen gehen wie bei jener Gruppe zunächst nur wenige, oft auch opponiert stehende Seitenäste hervor (Fig. 388, *6*). Erst allmählich kommen Wirteläste in großer Zahl zum Vorschein. Diese entstehen so: Aus dem oberen Teil der oberen Halbsegmente, die auch nach wiederholten Teilungen immer noch erkennbar bleiben, wölben sich rings um den ganzen Scheitel Zellen vor (*zwi* Fig. 387, *1*), welche rasch zu Scheitelzellen werden und dann die Organe mit begrenztem Wachstum liefern (*ktr*), deren wirtelförmige Anordnung wir schon betonten. Alles, was an Zellen unter der Kurztriebbasis liegt, kann sich teilen, strecken und damit Internodien zwischen den Kurztriebwirteln bilden. Meistens aber wird die Sache komplizierter. Auch aus dem Oberende des unteren Halbsegmentes können Kurztriebe (ktr_2 Fig. 387, *2*) hervorgehen und endlich entwickeln beliebige Rindenzellen der Internodien auch noch solche (ktr_3). Die zuletzt erwähnten Seitenorgane brauchen nicht mehr wirtelig angeordnet zu sein.

Die Verzweigung der Langtriebe ist keine sehr ausgiebige, Pringsheim u. a. glaubten eine Dichotomie derselben festgestellt zu haben, Sauvageau aber bestreitet das, nach ihm steht ein zum Langtrieb werdender Zweig an Stelle mehrerer Kurztriebe. Auch er bildet sich aus dem oberen Halbsegment, nur wird ein größerer Teil desselben für seine Anlage in Anspruch genommen. Ähnliches sah auch Pringsheim schon.

Die Kurztriebe auf den Stolonen gleichen denen an den aufrechten Sprossen völlig. Sie alle wachsen zunächst mit einer Scheitelzelle wie die Sphacelarien. Diese stellt in den ältesten wie an den jüngsten Regionen der Pflanze ihr Wachstum bald ein und so entstehen unverzweigte, etwas

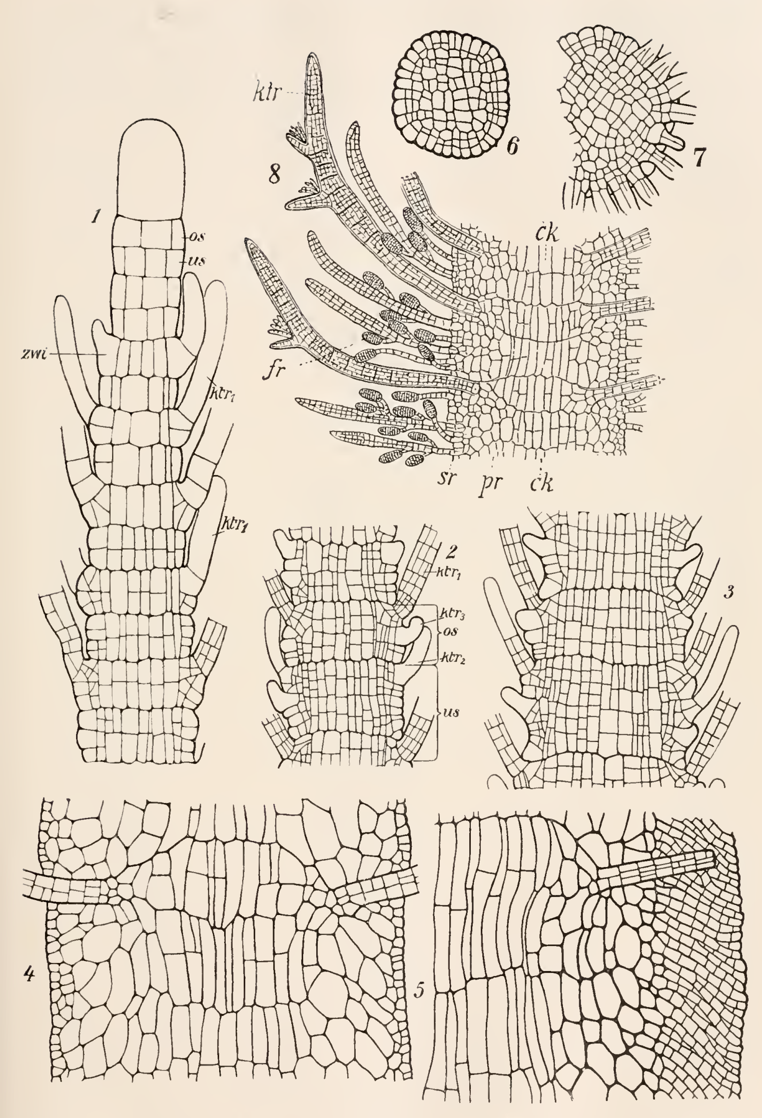


Fig. 387. *Cladostephus verticillatus* n. SAUVAGEAU u. PRINGSHEIM. *1—5* Längsschnitte, *6*, *7* Querschnitte durch Sprosse und Sproßteile verschiedenen Alters. *1*, *2* u. *3* gehören demselben Sproß in verschiedener Höhe an. *8* Längsschnitt durch einen älteren Sproß. *os* unteres, *us* oberes Segment. *ktr* Kurztriebe versch. Ordnung. *fr* Fruchtsprosse. *ck* Zentralkörper. *pr* primäre, *sr* sekundäre Rinde. *zwi* Zweiginitialen.

keulige Gebilde. In den mittleren Teilen der Pflanzen verzweigen sich die Kurztriebe holoblastisch (Fig. 388).

Das geht fast genau so vor sich, wie wir es für Halopteris schilderten (S. 97). Besonders häufig bringen die in Ein- oder Mehrzahl gebildeten

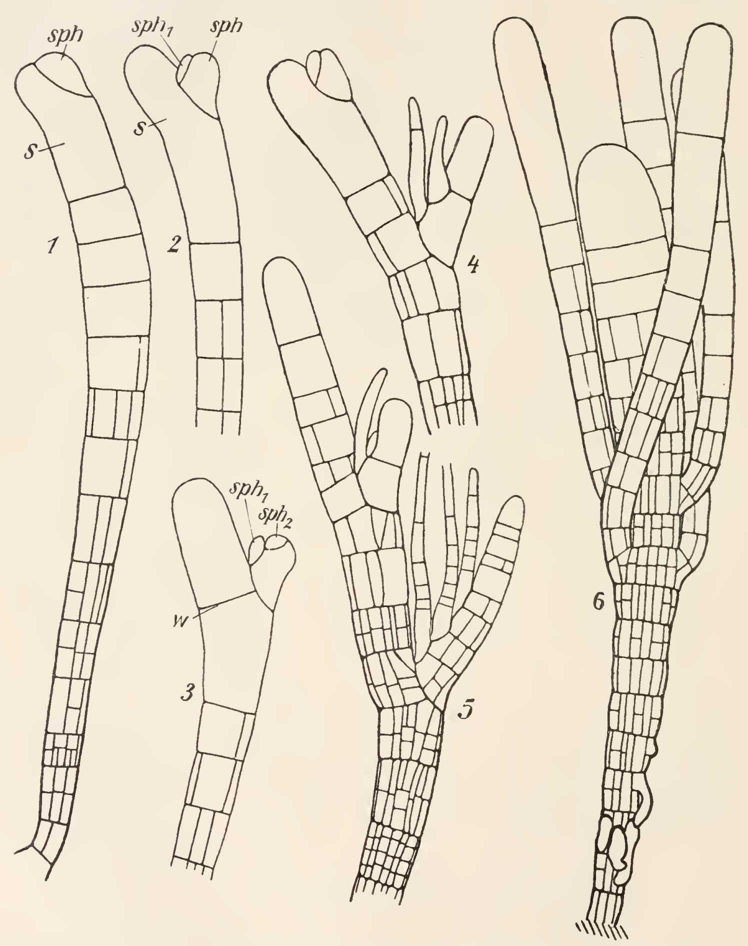


Fig. 388. *Cladostephus verticillatus* n. SAUVAGEAU. Kurztriebe. *sph* Scheitelzelle, *s* deren Segment. *w* erste Querwand.

Pseudoaxillarzellen Haare hervor. Diese stehen wiederum in Paaren, weil auch hier die Pseudoaxillaren durch je eine mediane Längswand geteilt werden. (In der Zeichnung ist immer nur ein Haar aus einem Paar wiedergegeben.)

Die Kurztriebe können sich einige Male verzweigen, dann aber werden die Scheitelzellen aufgeteilt und die einzelnen Äste erscheinen fast dornig (Fig. 387, *8*).

Die Segmente der Hauptscheitelzellen zerfallen durch Längswände in Mark- und Rindenzellen. Letztere erfahren vielfache Teilungen und damit geht aus ihnen eine sekundäre Rinde hervor, aufgebaut aus mäßig langen Zellen, welche (Fig. 387, *4*, *7*) die Kurztriebe an ihrer Basis umschließen. In der unteren Hälfte der Pflanze entsenden die äußersten Rindenzellen Hyphen, welche massenhaft auftreten und dicht zusammenschließend nochmals eine Hülle um den Stamm herstellen. — Sauvageaus Corticorhizoidal-Lager. (Fig. 387, *5*.)

Die Kurztriebe bedecken ursprünglich die Langtriebe der ganzen Länge nach, schon im Spätsommer aber brechen sie von unten her beginnend ab, und werden von den Hyphen überwallt (Eig. 387, *5*). Zu Ende des Winters sind oft kaum noch Kurztriebwirtel zu sehen, höchstens an den Spitzen.

Dieser Vorgang steht offenbar in Beziehung zur Bildung der uni- wie plurilokulären Sporangien.

Cladostephus kann außer den erwähnten noch diejenigen Sprosse bilden, welche Sauvageau als mikroblastische bezeichnet hat. Zwischen den Wirtelästen brechen fast aus jeder Oberflächen-Zelle der sekundären Rinde Triebe hervor, welche teils klein und einreihig, teils größer und mehrreihig sind (Fig. 387, *8*). Wo die sekundäre Rinde von Hyphen umhüllt wird, wird die Astbasis von diesen umschlossen. Doch kann das cortico-rhizoidale Lager auch seinerseits (vgl. Chaetopteris) die gleichen Äste hervorbringen. Die zartesten Zweiglein tragen Sporangien oder Gametangien auf ihrem Scheitel, die größeren entwickeln solche in Mehrzahl seitlich (Fig. 387, *8*). Steril bleibt wohl kaum einer der Mikroblasten.

Die Zeit ihrer Entstehung ist verschieden. Sie können in die Erscheinung treten, wenn die Wirteläste noch zugegen sind, oder aber, wenn diese bereits verschwanden. Im allgemeinen vermehren sie sich wohl nach diesem Zeitpunkt ganz besonders und bilden dann zusammenhängende Schichten, welche die Langtriebe auf weite Strecken überziehen. Das geschieht im Winter und dann ist von einer Wirtelstellung der Blätter, wie schon erwähnt, nichts mehr zu sehen.

Bei der weitgehenden Differenzierung unserer Pflanze lag es nahe, mit Pringsheim von Achse, Blatt, Fruchtblatt usw. zu reden, umsomehr als ja die letzteren hinfällig sind. Indes scheint mir, man komme mit den oben gewählten Namen aus, und die Bezeichnungen von Sauvageau gehen fast zu weit ins Einzelne. Gewiß sind die Dinge physiologisch und ökologisch den Blättern gleich, aber das sind die Phyllocladien auch.

Cladostephus kann man unschwer von Sphacelaria oder Chaetopteris herleiten, unter der Annahme einer weitergehenden Differenzierung der Seitenorgane. Die jungen Langtriebe (Fig. 388, *6*) haben mit den genannten Formen noch große Ähnlichkeit. Nachher freilich tritt die scharfe Scheidung in Lang- und Kurztriebe mit ganz verschiedenartiger Verzweigung ein. Deshalb spricht Sauvageau von Polyblasteae.

Die Fortpflanzung

geschieht auf ungeschlechtlichem Wege durch unilokuläre Sporangien (Zoosporangien) genau so wie bei den Ectocarpaceae, außerdem durch die Brutknospen, welche andere Arten der Fortpflanzung verdrängen oder ersetzen

können (s. oben S. 94). Für die geschlechtliche Fortpflanzung sind genau wie in der eben erwähnten Familie die Gametangien — plurilokulären Sporangien — gegeben und genau wie dort sind offenbar alle Übergänge von der isogamen zur oogamen Befruchtung nachweisbar. Freilich, genau beobachtet sind die Dinge kaum in einem Fall, denn die Algologen fanden die günstigen Zeiten bislang nicht genügend heraus und fast scheint es, als ob die Gametangien meist weit seltener sind als irgend welche andere Arten der Fortpflanzung.

Der eigentliche Geschlechtsakt wurde meines Wissens niemals direkt beobachtet, wir erschließen alles aus der Form der plurilokulären Sporangien. Bei nicht wenigen Arten gibt es nur eine einzige Form derselben, z. B. bei Sphacelaria bipinnata, Sph. Harveyana, Phloeocaulon spectabile u. a. Daran erschließen sich Sphacelaria Hystrix, Sph. furcigera; Halopteris filicina (Fig. 389), u. a. Wie bei Giffordia kann man männliche und weibliche Gametangien unterscheiden. Diese öffnen ihre einzelnen Fächer in der Regel mit einer kleinen, peripher gelegenen Öffnung und lassen dann die Schwärmer heraustreten. Die männlichen sind wie üblich fast farblos, die weiblichen besitzen mehrere Chromatophoren — ganz nach Vorschrift der Giffordia.

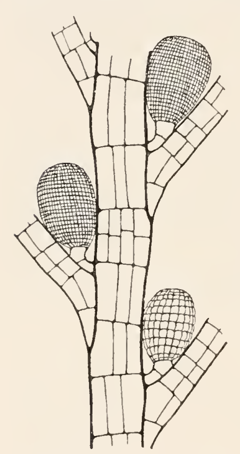


Fig. 389. *Halopteris filicina* nach SAUVAGEAU. Männl. u. weibl. Gametangien.

Überraschen muß die Beobachtung von SAUVAGEAU, wonach bei Stypocaulon scoparium, bei einigen nahen Verwandten derselben endlich auch bei Anisocladus Antheridien vorkommen, welche an die von FUCUS erinnern und Oogonien, die nur eine einzige große Eizelle einschließen. Weiteres ist bislang nicht bekannt.

Bestätigen sich diese Angaben, so hätten Formen wie Halopteris filicina und Stypocaulon scoparium eine ganz verschiedene Art der Fortpflanzung bei ganz ähnlichem Aufbau und es erhebt sich wieder die Frage: soll der vegetative Aufbau oder die Sexualität für unsere Familieneinteilung das maßgebende sein. Wir haben bislang alles nach den Zellteilungen und Sproßfolgen in dieser, wie in mancher anderen Familie gruppiert. Ob das so bleiben dürfe, muß die Zukunft lehren.

Solange die Unsicherheiten so groß sind, lohnt es nicht, einzelne Angaben über die Gametenbildung, Zoosporen-Entwicklung usw. hier wiederzugeben. Prinzipielle Unterschiede von den Ectocarpaceen sind bislang nicht gefunden.

Literatur.

ESCOYEZ, E., Cargocinèse Centrosome et Kinoplasma dans le Stypocaulon scoparium. La Cellule 1909. **25**, 1.

GEYLER, Th., Zur Kenntnis der Sphacelarieen. Pringsh. Jahrb. 1865/66. **4**, 479.

JANCZEWSKI, Ed., Les propagules du Sphacelaria cirrhosa. Mém. de la soc. des sc. nat. de Cherbourg 1871/72. **16**, 337.

KUCKUCK, P., Bem. z. marinen Algenvegetation von Helgoland. Wiss. Meeresunters. Abt. Helgoland, 1894. N. F. **1**. (Sphacelaria radicans. Sphaceloderma.)

MAGNUS, P., Zur Morphologie der Sphacelarien usw. Festschr. zur. Feier des 100jähr. Bestehens der Ges. naturf. Freunde zu Berlin 1873.

PRINGSHEIM, N., Über den Gang der morphol. Differenzierung i. d. Sphacelarienreihe. Abh. d. K. Akad. d. Wiss. zu Berlin 1873. Ges. Abh. 1.
REINKE, J., Beitr. z. vergl. Anatomie u. Morphologie der Sphacelarien. Bibl. Botanica 1891, H. 23.
—, Atlas deutscher Meeresalgen. Kiel, 1889—1892.
—, Flora der westl. Ostsee. Ber. d. Kommiss. z. Erforsch. d. Meere in Kiel, 1888.
SAUVAGEAU, C., Sur la sexualité et les affinités des Sphacélariés. Comptes r. 1898. **126**, S. 1672.
—, Sur la sexualité et les affinités des Sphacélariées. Comptes rendus 1672, 126.
—, Sur les Spahacelaria d'Australasie. Notes bot. school. Trinity coll. Dublin 1902. S. 196—200.
—, Remarques sur les Sphacélariacées. Journ. de Bot. 1900—1904, Schluß separ. 1914.
—, Sur la sexualité de l'Halopteris (Stypocaulon) scoparia Compt. rendus soc. biol. 1907. **62**, 506. 1908. **65**, 162.
—, Sur la germination et les affinités des Cladostephus. C. r. soc. de biol. 1907. **62**, 921.
—, Sur les pousses indefines dressées du Cladostephus verticillatus. Actes soc. linnéenne Bordeaux. **61**, 26.
—, Sur le développement échelonné de Halopteris (Stypocaulon) scoparia et remarques sur le Sphacelaria radicans. Journ. de bot. 1909. 2 sér. **2**.
STRASBURGER, Ed., Zellbildung und Zellteilung. 3. Aufl.
—, Histolog. Beiträge, H. 4.
SWINGLE, W. T., Zur Kenntnis der Kern- und Zellteilung bei den Sphacelariaceen. Pringsh. Jahrb. 1897. **30**, 299.

3. Cutleriales.

Unsere Familie besitzt nur zwei Gattungen, Zanardinia und Cutleria. Erstere ist die einfachere, wir beginnen deshalb mit ihr. Es handelt sich um lederig-scheibenförmige Gebilde (Fig. 390, *1*) von einigen Zentimetern Durchmesser, welche mit einem ganz kurzen Stiel dem Substrat oder älteren Individuen der gleichen Gattung aufsitzen.

THURET, JANCZEWSKI, REINKE und SAUVAGEAU haben uns in erster Linie mit der Entwicklungsgeschichte bekannt gemacht.

Mit Ausnahme der ältesten Exemplare sind alle Scheiben von Zanardinia collaris an ihrem Rande (Fig. 390, *1*) mit Fransen versehen, und das Mikroskop zeigt, daß sich dieser letztere an der ganzen Peripherie in monosiphone, mit Chromatophoren reichlich versehene Fäden auflöst. Nahe der Basis eines jeden Fadens, aber immer noch in dessen freiem Teil, liegt ein besonders bei der Betrachtung von oben (Fig. 390, *3*) leicht erkennbarer interkalarer Vegetationspunkt, durch dessen Tätigkeit nach außen Material für die Wimpern nachgeschoben wird, während nach innen die Elemente des festen Thallusgewebes vermehrt werden. Die einwärts abgegliederten Querscheiben teilen sich längs und quer, die entstandenen Zellen wachsen in tangentialer Richtung und schließen dadurch in einiger Entfernung von der meristematischen Kante fest zusammen.

Für das Randwachstum der Scheibe genügt dieser Prozeß aber allein nicht, es werden vielmehr bei Vergrößerung des Umfanges neue Randfäden eingeschoben (Fig. 390, *3*), welche, wie auch bei vielen Ectocarpeen, in unmittelbarer Nähe des Vegetationspunktes (hypomeristematisch) entspringen.

Ein radialer Schnitt durch den Rand der älteren Zanardinia-Scheibe zeigt nach SAUVAGEAU (Fig. 390, *4*) zwei Lagen von Zellen resp. zwei Randfäden übereinander, deren Teilungsprodukte noch weit in das feste Gewebe hinein gesondert erkennbar sind. Erst ziemlich weit vom Thallusrande entfernt verschwinden die Grenzen zwischen Zellen verschiedener Herkunft.

In Verbindung damit wird der Pectinschleim, welcher die radiären Fäden bzw. Reihen ursprünglich trennt, stark zusammengepreßt.

Die Teilungen im einzelnen weiter zu verfolgen, erscheint unter Hinweis auf SAUVAGEAU hier unnötig, nur sei erwähnt, daß die in den horizontal gedachten Scheiben oben liegenden Randfäden mehr zum Aufbau des Gesamtgewebes beitragen als die unteren (Fig. 390, *4*, *5*). Schließlich resultiert ein mittleres wenig gefärbtes Parenchym, nach unten schließt an dieses eine engere subkortikale und eine noch kleinzelligere kortikale Schicht. Analoge Lagen finden sich oben, doch ist in der oberen Rinde eine ausgesprochene Neigung zu weiteren Teilungen und damit zur Vermehrung

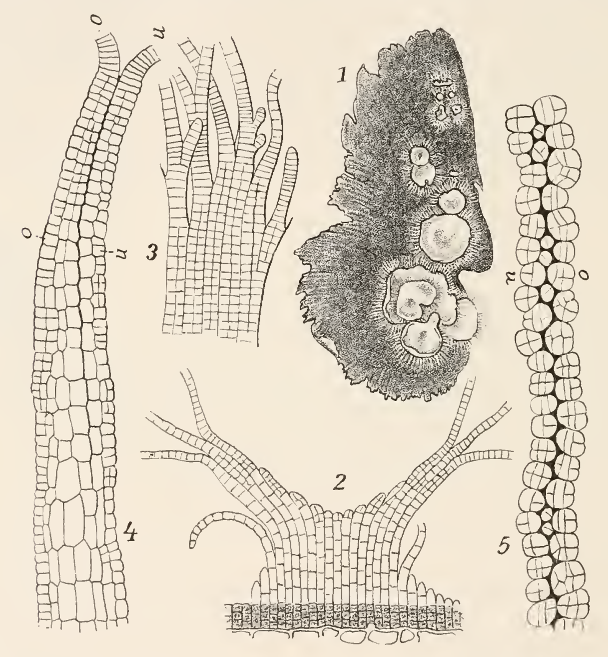


Fig. 390. *Zanardinia collaris.* *1* Junge Scheiben auf einem älteren Thallus n. REINKE. *2* Erste Anlage eines Scheibchens n. REINKE. *3* Rand einer wachsenden Scheibe von oben gesehen n. FALKENBERG. *4* Radialschnitt durch den Scheibenrand n. SAUVAGEAU. *5* Tangentialschnitt durch denselben n. SAUVAGEAU. *o* obere, *u* untere Zellreihe.

der kleinen assimilierenden Zellen gegeben. — Auf der Oberseite des Thallus entspringen vereinzelte farblose Haare, auf der Unterseite Rhizoiden.

Im Herbst sistieren die Scheiben der Zanardinia (bei Neapel) ihr Wachstum, die Wimpern schwinden und es resultieren unregelmäßig umgrenzte, unansehnliche Lappen, die man für abgestorben halten möchte. Das ist aber nicht der Fall. Im Januar treten nach REINKE aus ihnen neue Scheiben in ziemlicher Anzahl hervor (Fig. 390, *1*). Den Anfang derselben bildet ein aus der Rinde aufsprossendes Fadenbüschel, welches bald, dicht zusammenschließend, die Form von Peziza-Becherchen annimmt (Fig. 390, *2*).



Fig. 391 n. THURET u. JANCZEWSKI. *1 Cutleria multifida. 2 Cutleria adspersa. 3* Querschnitt des Thallus von *Cutl. multifida* mit Gametangien (*g*).

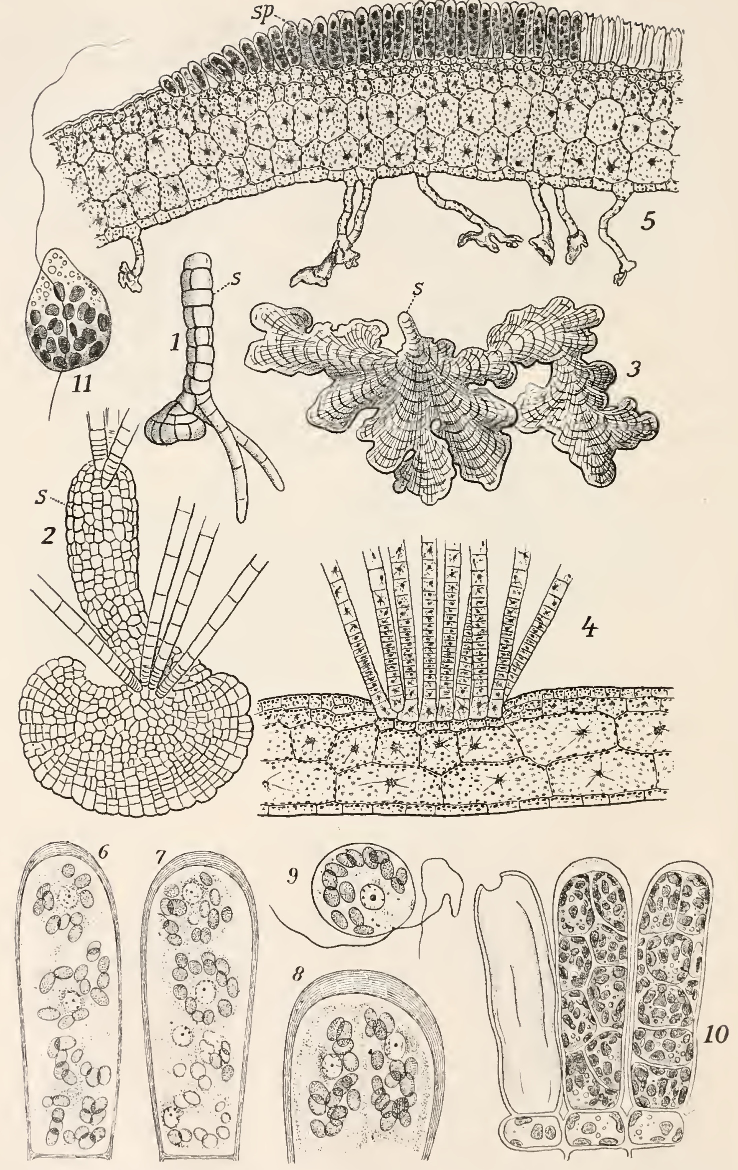


Fig. 392 n. Falkenberg, Kuckuck, Sauvageau u. Yamanouchi. *1* Keimling des Aglaozonia-Stadiums von *Cutleria multifida*. *2* Ders. von *Cutl. adspersa*. *3* Älteres Aglaozonia-Stadium von *Cutl. multifida*. *4* Querschnitt durch ein solches, mit Haargrube. *5* Dass. mit Zoosporangien. *6*, *7*, *8* Entwicklungsvorgänge in den Zoosporangien. *9* Zoospore fixiert und gefärbt. *10* Reife Zoosporangien, zum Teil entleert. *11* Zoospore n. d. Leben. *s* Säulchen, *sp* Sporangien.

Da nur die Randflächen dieses Bechers interkalare Vegetationspunkte erhalten, resultiert sehr bald eine Scheibe mit dem oben geschilderten Wachstum. Die Gametangien der Zanardinia gliedern sich bekanntlich auf den ersten Blick in Oogonien und Antheridien (s. unten). Diese stehen auf demselben Individuum mit einander gemengt. Völlig getrennt von ihnen findet man die Zoosporangien auf besonderen Exemplaren. Geschlechtliche und ungeschlechtliche Pflanzen sind aber allein durch ihre Produkte verschieden, in Umriß und Bau sind sie völlig gleich.

Das ist nun ganz anders bei Cutleria, hier weichen dieselben so weit von einander ab, daß man sie zeitweilig in ganz verschiedene Gattungen brachte, wie einst Aspergillus und Eurotium. Ein altes „Genus incertae sedis", die Aglaozonia, trägt die Zoosporangien (unilokulären Spor.), während die ursprüngliche Cutleria die Gametangien führt. Aglaozonia (Fig. 392) stellt zentimeter- bis handgroße Krusten von derber Beschaffenheit dar, welche die Sporangien naturgemäß auf der Oberseite tragen (Fig. 392, *5*), Cutleria dagegen präsentiert sich in der C. multifida als fast buschig-dichotom in einer Ebene verzweigte Form (Fig. 391, *1*), in der Cutl. adspersa aber als halb aufgerichtete Scheibe (Fig. 391, *2*), welche dem Substrat einseitig mit kurzem Fußstück aufsitzt.

Die Lappen der Cutl. adspersa tragen am vorderen aufgerichteten und verbreiterten Ende dieselben Fransen wie Zanardinia, und wie bei dieser finden wir zwei Schichten solcher Fäden, welche in der oben geschilderten Weise zentrales und Rindengewebe liefern. Für Cutl. multifida gilt dasselbe, der ganze Thallus ist nichts anderes als eine regelmäßig zerteilte Platte. Die Zerteilung kommt dadurch zustande, daß von Zeit zu Zeit und in gewissen Abständen die seitliche Verwachsung benachbarter Zell- resp. Fadengruppen unterbleibt. Das kann man Dichotomie nennen, wenn man will.

Aglaozonia läßt im erwachsenen Zustande im wesentlichen den Bau der Zanardinia wieder erkennen. (Fig. 392). Die Rinde der Unterseite ist schwächer als die der Oberseite. Ein ganz erheblicher Unterschied gegen alle bislang erwähnten Formen ist durch die Art des Zuwachses gegeben; die Fransen an den Rändern der Scheibe fehlen ganz, statt dessen treten Randzellen in Tätigkeit, die für Verbreiterung in ähnlicher Weise sorgen, wie die gleichnamigen Gebilde bei Coleochaete, Ralfsia oder bei der später zu behandelnden Rotalge Peyssonelia. Wie bei diesen führt das Wachstum zu mehr oder weniger großen, meist gelappten Krusten. Anfangs am Rande einschichtig wird die Aglaozonia-Scheibe später durch Teilungen parallel zur Fläche mehrschichtig. Von der Unterseite entspringen Haftwurzeln, auf der Oberseite zeigen sich Haarbüschel (Fig. 392, *4*), welche etwas in das Gewebe eingesenkt sind. — Rindenzellen lösen sich seitlich aus dem Verbande und wachsen dann zu den langen farblosen Fäden aus, welchen eine basale Wachstumszone eigen ist.

Fortpflanzung. Die Gametangien stehen bei Zanardinia in großen Flecken auf der Oberseite des Thallus, männliche und weibliche Organe sind untereinander gemengt (Fig. 393, *5*); bei Cutleria bilden die Gametangien kleine Tupfen und Flecke, welche hellgelb erscheinen, wenn es sich um männliche, tiefbraun, wenn es sich um weibliche Pflanzen handelt, denn in dieser Gattung ist eine scharfe Trennung von weiblichen und männlichen Exemplaren zu verzeichnen. Die Antheridien und Oogonien (Fig. 393) stehen bei beiden Gattungen an Fäden, welche aus der Außenrinde hervorbrechen, die ersteren sind wenig gefärbt, schmal und lang, sie sitzen in größerer

Zahl an verzweigten Assimilationsfäden (Fig. 393, *2*), die letzteren werden als ziemlich breite, wenigfächerige Organe mit intensiver Färbung von kaum verzweigten Fäden (Fig. 393, *1*) getragen. In beiden Fällen resultieren Büschel, die ziemlich weit über die Oberfläche hervorragen.

Die Antheridien entstehen als Ausstülpungen an ihren Tragfäden; zunächst zeigt sich (Fig. 393, *3*) eine inhaltsreiche gerundete Zelle, diese streckt sich und zerfällt durch zahlreiche Querwände in Scheibchen, letztere



Fig. 393. *Cutleria multifida* und *Zanardinia* n. THURET, REINKE, FALKENBERG und YAMANOUCHI. *1* Weibliche Gametangien (Oogonien). *2* Männliche Gametangien (Antheridien). *3*—*5* Entwicklung der Sexualorgane.

werden dann durch Längswände weiter zerlegt. Die allen diesen Zellteilungen voraufgehenden Mitosen sind normale, bei Cutleria zeigen sich jeweils 24, bei Zanardinia 22 Chromosomen. Das ist die Zahl, die schon vorher in allen Teilungen durch die ganzen Geschlechtspflanzen festgehalten wurde, wie YAMANOUCHI klar dartat.

Die Spermatozoiden, deren je eines durch eine besondere Öffnung aus seinem Fach austritt, haben einen großen Kern, wenig Plasma und zwei kleine Chromatophoren; einer von diesen ist etwas größer, er trägt den Augenfleck, und in seiner Nähe sind die beiden Geißeln festgeheftet (Fig. 394, *2*).

Die Oogonien werden ebenfalls in Gestalt einer inhaltsreichen Zelle auf einem Stiel angelegt (Fig. 393, *4*), auch sie zerfällt erst durch Quer- dann durch Längswände unter normaler Mitose der zugehörigen Kerne. In der Regel entstehen vier Stockwerke von je vier Zellen (Fig. 393, *1*), doch kann die Zahl vermehrt werden. Die aus jedem Fach seitlich ausschlüpfenden Gameten haben (Fig. 394, *2*) ein helles Vorderende, die Chromatophoren sind am Hinterende gehäuft, die Geißeln sitzen nahe am Augenfleck fest. Das ist also alles ähnlich wie bei den Giffordien, und wenn ich hier manches

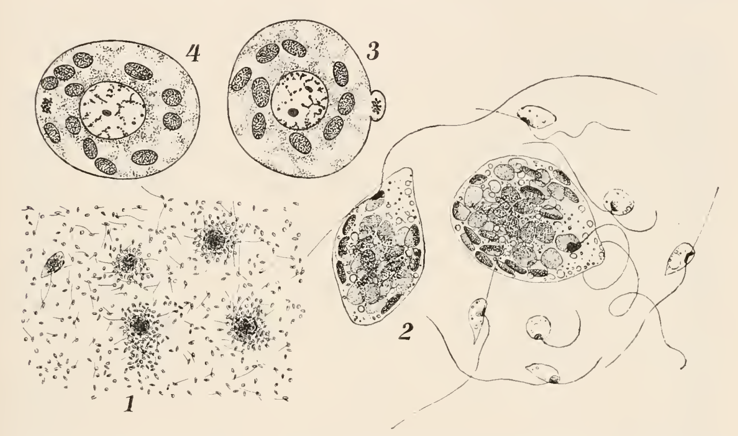


Fig. 394. *Cutleria multifida* n. KUCKUCK und YAMANOUCHI. *1* Eizellen von Spermatozoiden umschwärmt, schwach vergrößert. *2* Dass., stark vergrößert. *3* u. *4* Befruchtung der Eizelle.

wiederhole, so geschieht es, weil YAMANOUCHI gerade für diese Gattungen sehr genaue Angaben gemacht hat.

Die Gameten treten in den frühen Morgenstunden aus ihren Behältern aus. Die Eier bewegen sich langsam und meist nicht lange, oft nur wenige Minuten, bisweilen allerdings bis zu zwei Stunden. Immer erfolgt eine Abrundung, wobei der helle Fleck des Vorderendes sichtbar bleibt. Die Geißeln verschmelzen wohl meistens mit dem Plasmakörper (YAMANOUCHI). Die Spermatozoiden treten in Menge oft schon an das Ei heran (Fig. 394), während es sich noch in Bewegung befindet (KUCKUCKS Mskr.), häufiger wohl nach vollzogener Abrundung. Eine bestimmte Stelle am Ei dürfte für die Verschmelzung mit dem Spermatozoid nicht vorgesehen sein — wenigstens entnehme ich den Angaben YAMANOUCHIS nichts derartiges (Fig. 394, *3*, *4*). Die männlichen, soeben mit dem Weibchen vereinigten Zellen erscheinen anfangs als eine kleine Warze an der Oberfläche des Eies (Fig. 394, *3*). Diese wird aber rasch eingezogen und nun wandert der Spermakern auf den Eikern zu, um mit ihm zu verschmelzen (Fig. 394, *4*). Die entstehende Zygote umgibt sich mit Haut und keimt 20—24 Stunden

nach der Verschmelzung von Spermakern und Eikern. Natürlich hat bei der Kopulation eine Verdoppelung der Chromosomenzahl statt und die Keimprodukte der Zygote führen demgemäß bei Zanardinia 44, bei Cutleria 48 Chromosomen.

Das alles ist das übliche. Überall aber, wo man die beiden Pflanzen untersuchte, blieb gelegentlich oder gesetzmäßig die Befruchtung aus. Die weiblichen Gameten umgeben sich dann, auch ohne mit dem Spermatozoid in Berührung gekommen zu sein, mit einer Membran und keimen. Die Keimung wird bei den Parthenosporen der Cutleria um 6, bei denen der Zanardinia um 24 Stunden gegen die Zygoten verzögert (YAMANOUCHI). Die aus den Parthenosporen erzeugten Pflänzchen sind nicht wesentlich verschieden von den aus Zygoten gebildeten, haben aber nur die einfache Chromosomenzahl.

FALKENBERG und REINKE sahen bei Neapel unbefruchtete Eier der Cutleriaceen stets zu Grunde gehen, SAUVAGEAU und YAMANOUCHI dagegen beobachteten im Mittelmeer die Keimung der Parthenosporen. Die gleichen Beobachtungen machten THURET und CROUAN an den bretonischen, CHURCH an den englischen Küsten. Während aber im Mittelmeer stets männliche Organe vorhanden sind (Männchen zu Weibchen wie 3 : 2 nach REINKE), treten solche an den englischen Küsten im August nur ganz spärlich auf und fehlen in anderen Monaten völlig, in welchen weibliche Exemplare noch reichlich vorhanden sind. So müssen hier die weitaus meisten Eier eine parthenogenetische, vielleicht besser eine apogame Entwicklung erfahren.

Die Aglaozonien und die ungeschlechtlichen Exemplare der Zanardinien haben in allen Kernteilungen des Vegetationskörpers die diploide Chromosomenzahl, also 48 bzw. 44. Wenn nun die Sporangien gebildet werden sollen, wölben sich Rindenzellen über die Oberfläche vor und es wird durch eine Querwand eine Stielzelle von der jungen Anlage des Sporangiums abgetrennt. Die damit verknüpfte Kernteilung ist noch eine normale, der Kern der Anlage ist noch diploid. Bald aber teilt er sich aufs neue und nun wird unter Einschaltung charakteristischer Synapsisstadien eine Reduktion auf 24 bzw. 22 Chromosomen vollzogen. Diese Zahl wird in den folgenden Teilungen natürlich beibehalten. So entstehen bei Zanardinia im jungen Sporangium 4, bei Cutleria 8, bisweilen auch 16 und 32 Kerne. Diese verteilen sich gleichmäßig im ganzen Raum. Die Chromatophoren liegen zunächst in mäßiger Zahl an der Außenwand, sie vermehren sich stark und sammeln sich dann gruppenweise um die Kerne; so zwar, daß außerhalb einer Zone, welche die Farbstoffträger reichlich führt, farbloses Protoplasma angesammelt erscheint (Fig. 392, *6*). Dieses wird dann durch plasmatische Trennungslamellen zerlegt und nun werden die Zoosporen vollends herausgearbeitet (Fig. 392, *7*). Dabei tauchen dann Blepharoplasten auf, welche eine Verbindung zwischen dem Kern und der Basis der Geißeln herstellen. Diese würden also nach YAMANOUCHI nicht dem Augenfleck eingefügt sein; doch findet sich derselbe in unmittelbarer Nähe.

Die Schwärmer verlassen ihre Behälter durch eine Öffnung am Scheitel (Fig. 392, *10*), diese wird vorbereitet durch Kappen in der Zellwand (Fig. 392, *8*), die ihr Dasein wohl im wesentlichen einer Verschleimung verdanken.

Die freien Zoosporen haben einen ganz ähnlichen Bau wie die entsprechenden Gebilde bei den Ectocarpeen, nur fallen hier die zahlreichen Chromatophoren auf, die das Hinterende einnehmen. Sie keimen sehr rasch. Ihre Produkte müssen natürlich die haploide Chromosomenzahl wie sie selber enthalten.

Generationswechsel. Yamanouchi findet, wie erwähnt, daß die Geschlechtspflanzen der Cutleriaceen haploid sind, die ungeschlechtlichen Stufen dagegen diploid. Die Reduktion findet statt bei der Bildung der Zoosporen. Der Autor schließt daraus auf einen Generationswechsel zwischen den haploiden Gametophyten und den diploiden Sporophyten. Tatsächlich weiß man ja nun durch Falkenberg, daß man aus den Zygoten der Cutleria eine Aglaozonia erziehen kann, Kuckuck und Church bestätigten das und kamen außerdem von den Zoosporen der Aglaozonia zur Cutleria. Das alles betraf Cutleria multifida und die zugehörige Aglaozonia parvula. Sauvageau wies dann den Zusammenhang von Cutleria adspersa und Aglaozonia melanoidea nach.

Konsequent ist es natürlich nunmehr, die Pflanzen anders zu benennen und man muß richtig von einem Aglaozonia-Stadium der Cutleria sprechen. Daran wird sich mancher schwer gewöhnen.

Nun Einzelheiten der Entwicklung: Wir beginnen am besten mit den der Aglaozonia entstammenden Zoosporen. Die Entwicklung dieser beginnt mit der Bildung eines einfachen Fadens (Fig. 395, *1*), welcher an der Basis den Charakter eines Rhizoides annimmt, während er sich in den oberen Regionen aufrichtet und assimilatorisch tätig wird. Das Rhizoid verzweigt sich und heftet das Ganze wenigstens provisorisch fest, der aufrechte Faden (*a* Fig. 395, *1*) aber entwickelt eine basale Bildungszone (*iv*), aus welcher hypomeristematisch neue Seitenäste hervorbrechen (*a'*), die sich ihrerseits wiederum in gleicher Weise verzweigen. Für C. adspersa weiß man durch Sauvageau, daß das so entstandene anfangs lockere Astbüschel (Fig. 395, *6*) durch ständige Vermehrung seiner Komponenten und festen Zusammenschluß der hypomeristematischen Teile zu einem kurzen Kegel oder Zylinder wird, den natürlich freie Fäden krönen (Fig. 395, *4*).

Das konisch-zylindrische Organ, das mit Sauvageau Träger (support) genannt werden mag, kann als solches trichothallisch etwas in die Länge wachsen, früher oder später aber weichen die freien Wimpern im Zentrum auseinander, biegen sich nach auswärts, und nun entsteht ein Trichter, welcher sich an seinem Rande ständig erweitert (Fig. 395, *5*). Späterhin wird er durch einen oder wenige Längsrisse gespalten, es entstehen Flächen von dreiseitigem Umriß, welche sich an ihrer Basis durch Rhizoiden sekundär festheften. Der Träger tritt dann ganz zurück, und damit ist im wesentlichen die Lappenform gegeben, die auch noch an den ältesten Exemplaren beobachtet wird (Fig. 392, *3*).

Es mag noch erwähnt werden, daß die jugendlichen Träger nur gleichartige, parallel verlaufende Fäden enthalten, welche man durch Druck trennen kann, erst spät werden sie fester verklebt und bilden, wie auch der Trichter, eine kleinzellige Rindenschicht.

Die Jugendstadien der C. adspersa erinnern zweifellos an die „Pezizen" der Zanardinia.

Für Cutl. multifida geht aus Kuckuck's Abbildungen hervor, daß auch dort ein Körper gebildet wird (Fig. 395, *2*), welcher mit dem Träger der C. adspersa eine große Ähnlichkeit hat, doch wird kein Trichter entwickelt, sondern es beginnt direkt, soweit ich sehe, eine Verbreiterung, welcher die charakteristischen Spaltungen des Scheitels (Fig. 395, *3*) alsbald folgen.

Die Produkte der Cutlerien, die Zygoten oder Parthenosporen, bilden (gleichmäßig bei beiden Arten) in der Keimung einen kurzen aufrechten Faden mit einem oder mehreren Rhizoiden an der Basis. Der anfänglich monosiphone Faden wird bald (Fig. 392. *1*, *2*) durch Längs- und Querwände zu einem keulenförmigen Gewebekörper, den wir das Säulchen nennen

(Fig. 392, *1*). Dieses trägt bei C. multifida meistens keine Haare, bei C. adspersa aber entwickelt es solche sowohl an der Spitze als auch seitlich (Fig. 392, *2*).

Das Säulchen wächst nicht erheblich in die Länge und Breite: statt dessen beginnen an seiner Basis (Fig. 392, *1*) meist dort, wo die Rhizoiden

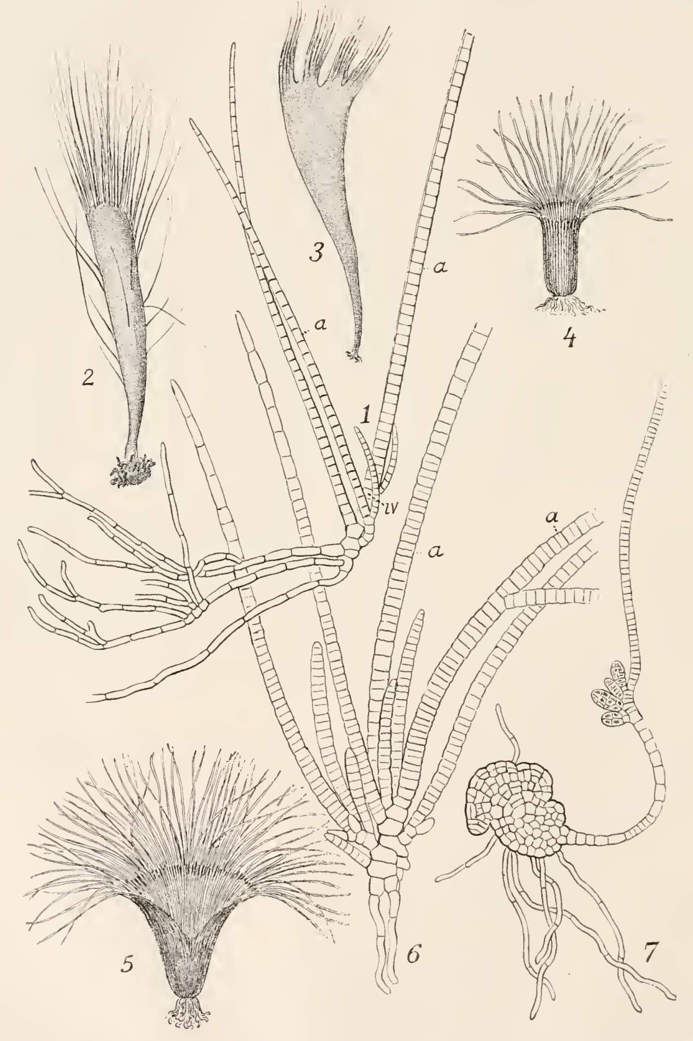


Fig. 395 n. Kuckuck u. Sauvageau. *1—3* Jugendstadien von *Cutleria multifida*. *4—6* Dies. von *Cutleria adspersa*. *7 Cutleria multifida*; „Aglaozonia“-Scheibe mit Zoosporangien.

ansetzen, in einzelnen Zellen Teilungen, und, indem diese fortschreiten, kommt es rasch zur Bildung eines Scheibchens, welches dem Substrat fest aufliegt und, an dieses angeschmiegt, durch Randzellen weiterwächst (s. oben).

Der von Yamanouchi geforderte, in den Kulturen erzielte Wechsel zwischen den geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Pflanzen der Cutleria bezw. Zanardinia vollzieht sich auch in der See, wenigstens in den Zentren der Verbreitung unserer Algen. Immerhin ergeben sich mancherlei Besonderheiten, welche auf Beeinflussung durch die Umgebung hindeuten. Die Krustenform der Cutl. multifida (d. h. die Aglaozonia parvula) perenniert an den Küsten des Mittelmeeres, der Nordsee, Atlantic usw.), doch sind die Zeiten der Sporangienbildung sehr verschieden, z. B. entwickeln sich die Zoosporen bei Neapel im Spätherbst, an den englischen Küsten im März bis April, bei Helgoland im Juli—August und im allgemeinen ist Aglaozonia im Mittelmeer die Sommer-, an der englischen Küste die Winterform; das bedeutet freilich, daß sie in beiden Fällen die ungünstige Zeit überdauert (vgl. Kapitel Überwinterung). Im Gegensatz dazu ist Cutleria multifida bei Plymouth die Sommer-(Juli), bei Neapel dagegen die Winterform (Dez.-April), welche in beiden Fällen eine relativ kurze Entwicklungszeit hat. Die Situation kehrt sich also offenbar auf Grund klimatischer Verhältnisse in verschiedenen Meeren völlig um. Aber das auffallendste ist nun, daß im Norden die Cutleria sehr stark zurückgeht, bei Helgoland wird sie nur ganz vereinzelt gefunden und ist oft vergebens gesucht worden, ebenso an den norwegischen und schottischen Küsten, wo überall die Aglaozonia parvula sehr reichlich auftritt. Das zwingt zu dem Schluß, daß überall am Rande des Verbreitungsgebietes eine Vermehrung der Aglaozonien auseinander erfolgen könne.

Umgekehrt wäre es möglich, daß Cutleria adspersa sich als solche mehrfach hinter einander durch Gameten vermehrt; denn die zugehörige Agl. melanoidea wurde zwar an den atlantischen Küsten häufig gefunden, im Mittelmeer dagegen recht selten. (Sauvageau).

Falkenberg fand bei Neapel eine Aglaozonia, die er Agl. chilosa nannte. Das chi—lo—sa gilt noch heute für dieselbe, wir kennen die zugehörige Cutleria nicht. Ob eine solche heut noch existiere, läßt sich mit Sauvageau wohl erörtern. Man kann sich doch auch denken, daß Cutleria multifida in südlichen Meeren ausstirbt, daß dann in nordischen Breiten nur Aglaozonia übrig bleibt.

Die Befunde im Meer werden ergänzt durch Kulturerfahrungen. Kuckuck sah aus dem gleichen Aussaatmaterial Aglaozonien und Cutlerien hervorgehen und auch Sauvageau fand in den Aussaaten der Zoosporen von Aglaozonia melanoidea neben zahlreichen Cutlerien stets einige Aglaozonien. Meistens war das Verhältnis 100 : 1. Die genannten Beobachter haben gewiß sorgfältig gearbeitet; ihre Befunde werden noch durch weitere Kulturversuche bestätigt. Church wie Kuckuck erzielten neben den normalen auch Zwergcutlerien d. h. es wurde aus den Zoosporen kein fester Gewebekörper gebildet, vielmehr entstanden Fäden, welche meist einfach oder, seltener, wenig verzweigt waren. In einzelnen Fällen trugen diese Fäden (Kuckuck's var. confervoidea) Antheridien oder Oogonien. Fast immer aber entwickelten sie an der Basis (Fig. 395, *7*) genau so wie die Säulchen Scheiben, die zu großen Aglaozonien heranwuchsen („Form Church" nach Sauvageau). Daß aber nicht bloß diese Fadenform, sondern auch etwas ältere zur Erzeugung von Aglaozonien schreiten können, dürfte aus einer Bemerkung von Gran hervorgehen, wonach kleine Cutlerien, die bereits festes Gewebe entwickelt hatten, an ihrer Basis Scheiben erzeugten.

Nach dem Vorhergehenden würde man immerhin einen regelrechten Wechsel zwischen Cutlerien und Aglaozonien annehmen können, mit der Maßgabe freilich, daß aus den Cutlerien auch sekundäre Aglaozonien hervorsprossen können; allein es sind besonders von SAUVAGEAU Fälle beobachtet, welche wohl als Übergangsformen zwischen einer jungen Cutleria und einem Aglaozonia-Säulchen aufgefaßt werden müssen. Dazu kommt aber weiter, daß schon THURET aus Parthenosporen von C. multifida direkt Fäden erzog, welche mit einer jungen Aglaozonia-Säule keinerlei Ähnlichkeit hatten, sie glichen vielmehr den Keimlingen, wie sie KUCKUCK aus Zoosporen erhalten hatte (Fig. 395, *1*). SAUVAGEAU fand jene „Form THURET" im Freien wieder, sie konnte nur aus Cutleria-Oo- oder Parthenosporen erwachsen sein und er wies weiterhin nach, daß solche Stadien zu den kreiselförmigen Trägern der Cutl. adspersa werden. Danach ist kein Zweifel, daß eine Cutleria direkt wieder zu einer Cutleria werden kann.

Als Resultat aus dem oben gesagten ergibt sich, daß bei den Cutlerien so ziemlich aus „allem alles" werden kann, und natürlich fragt man nun nach den Faktoren, die eventuell die eine oder andere Form der Fortpflanzung auslösen.

Daß die Außenwelt bestimmend eingreife, darf man aus den verschiedenen Entwicklungszeiten in verschiedenen Gegenden schon schließen, und daß dabei die Temperatur, das Licht usw. eine Rolle spiele, mag man erraten, allein sauber herausgeschält sind im Einzelfall die wirkenden Ursachen nicht. Die Sache ist auch kaum ganz leicht, erwachsen doch Aglaozonien und Cutlerien aus demselben Aussaatmaterial in den gleichen Kulturen.

Von SAUVAGEAU ist die Frage aufgeworfen, ob befruchtete und unbefruchtete Gameten vielleicht verschiedene Pflanzen liefern. Aber man hat dafür keine ausreichenden Anhaltspunkte. YAMANOUCHI sah zwar Oo- und Parthenosporen etwas verschieden keimen, aber er bekam doch immer Aglaozonien-ähnliche Scheiben.

Leider ist fast niemals das Schicksal dieser oder ähnlicher Gebilde bis zum Schluß, d. h. bis zur Bildung der Fortpflanzungsorgane verfolgt worden. Das aber wäre mit Rücksicht auf YAMANOUCHIS Theorie vom Generationswechsel besonders erwünscht. Wir wissen bislang z. B. nicht, ob die aus Parthenosporen hervorgegangenen Aglaozonien überhaupt zur Bildung von Zoosporen kommen, und wenn das der Fall, ob dann in den Zoosporangien die Reduktionsteilung unterbleibt usw. Ehe das nicht der Fall, können wir kein endgültiges Urteil über jene Theorie gewinnen. Eine experimentelle Klärung dieser Fragen verspricht mancherlei wichtige Ausblicke.

Verwandtschaften. Die verwandtschaftlichen Beziehungen der Cutlerien scheinen mir nach dem, was über die Sporochniden berichtet wurde, ziemlich klar. Es wird ungefähr eine Reihe Ectocarpus-Castagnea-Nereia-Cutleria anzunehmen sein. Wir kommen darauf in dem Kapitel über Verwandtschaften zurück und bemerken nur, daß diese schon von verschiedenen Forschern vertretene Auffassung durch einen Vergleich der Cutleriakeimlinge mit denen von Nereia usw. besonders gestützt wird.

Wie aber ist die Aglaozonia zu verstehen? Ist sie wirklich eine besondere Generation? Endgiltig kann man darüber erst entscheiden, wenn noch weitere Untersuchungen vorliegen. Der Umstand, daß sie sowohl an der Basis des Säulchens als auch an den unvollkommenen Cutleria-Pflanzen entstehen kann, legt mir den Gedanken nahe, daß es sich hier um eine Neubildung handle, ähnlich den später zu beschreibenden Scheiben der Placophora (Floridee). Dies Organ entstand unter der Einwirkung der

Außenwelt und die Zoosporangien wurden deshalb auf dasselbe verlegt, weil es sich allmählich zu dem dauerhafteren Teil der Pflanze ausgestaltete.

Das Säulchen ist danach ein reduzierter Cutleriasproß. Diese Annahme hat für mich nichts befremdliches, seit SAUVAGEAU zeigte, daß an seiner Spitze Cutleriafäden entstehen können.

Ursprünglich wären also die Zoosporen auf denselben Individuen erzeugt worden wie die Gameten. Bei Zanardinia trat eine Sonderung in Geschlechtspflanzen und Zoosporen bildende ein, bei Cutleria fand Verschiebung auf die Basallager statt.

Literatur.

CHURCH, A. H., Polymorphy of Cutleria multifida. Ann. of bot. 1898. **12**, 75.

FALKENBERG, Die Befruchtung und der Generationswechsel von Cutleria. Mitt. Zool. Stat. Neapel 1879. **1**, 420.

JANCZEWSKI, E. DE, Études algologiques. 1. Fécondation du Cutleria adspersa. Ann. sc. nat. bot. 1883. 6e sér. **16**.

KUCKUCK, P., Über den Generationswechsel von Cutleria multifida Grev. Wiss. Meeresunters., Abt. Helgoland, N. F. **3**.

REINKE, J., Über das Wachstum und die Fortpflanzung von Zanardinia collaris Crouan. Monatsber. d. Akad. Berlin 1876, S. 565.

—, Entwicklungsgesch. Untersuch. über die Cutleriaceen des Golfs von Neapel. Nova acta. Leopold. 1878. **50**, 59.

SAUVAGEAU, C., Les Cutleriacées et leur alternance de générations. Ann. des sc. nat. bot. 1899. 8e sér. **10**, 265.

—, Origin of the Thallus, Alternation of Generations and the Phylogeny of Cutleria. Bot. Gaz. **29**, 277—280.

—, Sur une nouvelle complication dans l'alternance des générations de Cutleria. Compt. rend. soc. biol. 1907. **63**, 139.

—, Sur la germination des zoospores de l'Aglaozonia melanoidea. Sur la germination parthenogénétique du Cutleria adspersa. Ebenda 1908. **65**, 697.

THURET et BORNET, Études phycologiques 1878.

YAMANOUCHI, SH., Cytology of Cutleria and Aglaozonia. Bot. gaz. 1909. **48**, 380.

—, On the life history of Zanardinia collaris. Bot. Mag. Tokyo 1911. **25**, 691.

—, The life history of Zanardinia. Bot. Gaz. 1913. **56**, 1.

4. Laminariales.

Die Kenntnis der Laminariales hat sich bruchstückweise entwickelt. Bei der weiten Verbreitung in den arktischen und antarktischen Meeren war man vielfach auf das angewiesen, was Reisende aus fernen Welten brachten. Die auffallenden Formen wurden häufig genug in Schriften erwähnt, aber es fanden auch vielfach lückenhafte Angaben Eingang. Trotzdem sind wir heute durch Untersuchungen aus fast allen Weltteilen in der Lage, uns ein Bild von dieser Familie zu machen; ein Bild, das freilich erst durch SAUVAGEAUS Entdeckung der Geschlechtspflanzen (1915) einigermaßen vollständig wurde.

Die Laminarien wurden schon ziemlich eingehend von alten Algologen wie TURNER, GMELIN, GUNNER, BORY u. a. berücksichtigt, einen Einblick in ihren äußeren und inneren Aufbau geben uns aber erst POSTELS und RUPRECHT, KÜTZING, HARVEY, AGARDH, ARESCHOUG, KJELLMAN, LE JOLIS, FOSLIE, SKOTTSBERG, SETCHELL, MC. MILLAN, KILLIAN, YENDO, KYLIN u. a.

Eine zusammenfassende Darstellung der Gattungen gab KJELLMAN, gleichzeitig versuchte SETCHELL eine neue nicht unzweckmäßige Gruppierung und schließlich erörterte REINKE, das Bekannte zusammenfassend, den äußeren Aufbau der Laminariaceen. Die Darstellung in der ersten Auflage war im wesentlichen vor Erscheinen der REINKEschen Arbeit niedergeschrieben.

Fast in jedem Lehrbuch der Botanik steht zu lesen, daß die Laminariaceen kaum unter die Höhe von $^1/_2$ m herabsinken, häufiger aber tropische Schling- und Kletterpflanzen an Größe erreichen oder übertreffen. Der Vergleich ist besonders für die großen Nereocystis- und Macrocystis-Arten nicht ungeschickt, denn ihre Stämme sind meistens dünn und biegsam.

Diese Pflanzen bilden nun vielfach ungemein ausgedehnte und für viele Meere ganz charakteristische Bestände, welche an festes Gestein usw. gebunden teils die litorale, teils die sublitorale Zone einnehmen. Dabei verdrängen sie oft den litoralen Fucaceengürtel (s. unten) oder lösen ihn nach unten hin ab.

Die Laminariales sind, wie das auch Setchell wieder darlegt, polare Gewächse. Die Eismeere des Nordens sind ihre Heimat, und von dieser aus dringen sie durch die Behringsstraße an asiatischen und amerikanischen Küsten ebenso in den großen Ozean (zum Teil ziemlich weit, z. B. nach Japan) vor, wie sie in der Atlantic über Grönland nach Amerika einerseits, nach Skandinavien, Großbritannien, Helgoland und Frankreich andererseits übergreifen. Gegen den Äquator — in wärmeren Meeren — treten sie zurück, so kommen z. B. im Mittelmeer nur noch spärliche Laminarien (L. Rodriguezii u. a.) vor. Auch die Antarctis hat ihre Laminariaceen und schickt dieselben zur Südspitze Afrikas und besonders Amerikas hinüber, wo die Macrocystis- und Lessoniaformen des Feuerlandes schon so häufig die Bewunderung der Reisenden wachgerufen haben.

Daß solche Gestalten reines Seewasser verlangen, ist kaum verwunderlich, deshalb ist z. B. in der Ostsee von einer eigentlichen Laminarienvegetation nicht mehr die Rede, mag auch die Pflanze dort vereinzelt festgewachsen oder verschleppt vorkommen.

Die Gestalt der Laminariales wird erst aus ihrer Lebensweise verständlich. Die Anpassungen an bestimmte Standorte sind so deutlich, daß unsere Gruppe eine der nettesten Paradigmata bildet, an welchen man die Beziehungen zwischen Form und Außenwelt demonstrieren kann. Deshalb versagen wir uns vorläufig ein Eingehen auf diese Fragen, schildern trocken den morphologischen Aufbau und kommen in Bd. III auf die Sache zurück.

Die Laminarien besitzen eine außerordentlich kleine geschlechtliche Generation, welche Antheridien und Oogonien bildet; aus ihr geht die ungeschlechtliche Pflanze hervor, die in ihren Ausmaßen das gerade Gegenteil von den Geschlechtspflanzen darstellt; sie trägt unilokuläre Sporangien. Da die gametentragenden Stadien nur von wenigen Arten bislang bekannt sind, vielleicht auch gar nicht sehr in den verschiedenen Gruppen variieren, nehmen wir die großen Sporophyten zum Ausgang unserer Einteilung. Den Typus der Gruppe bildet Laminaria selber, welche Stiel und Spreite eines einzelnen Laubblattes imitiert; von ihr kann man die meisten Gattungen unschwer herleiten; nur Chorda fügt sich nicht ohne weiteres nach seiner äußeren Form ein und man muß wohl eine besondere Familie bilden.

A. Der Gametophyt.

Sauvageau, dann Kylin, Kuckuck und Williams gelang es die Keimung der aus den unilokulären Sporangien der Laminarien und der Chorda hervorgegangenen Schwärmer zu beobachten. Diese runden sich nach dem Berühren der Unterlage ab, umgeben sich mit Haut und treiben dann einen Fortsatz, in welchen fast alles Plasma einwandert (Fig. 396, *1*). Der mit diesem erfüllte Raum schwillt an und wird durch eine Wand abgegliedert, indem sich gleichzeitig die Chromatophoren vermehren. Aus

der so entstandenen Kugel erwachsen dann kriechende, mehrfach verzweigte Fäden (Fig. 396, *2*, *3*). Die männlichen Pflänzchen (Fig. 296, *3*—*4*) tragen einzeln oder in ganz kurzen Reihen die Antheridien, welche ihrerseits fast farblos sind und je ein Spermatozoid entlassen, das denen der Fucaceen ähnlich ist. Die weiblichen Gebilde sind meistens etwas weniger verzweigt, jede Zelle der Fädchen kann zu einem Oogon werden, und aus diesem schlüpft der Inhalt durch eine enge Öffnung aus (Fig. 396, *7*) nachdem sich das Ganze senkrecht zum Substrat gestreckt hat. In schlecht



Fig. 396. *1*—*3* Entwicklung des Gametophyten von *Laminaria digitata* n. Kylin. *4*—*8* Gametophyt und Keimung der *Laminaria saccharina* n. Kuckuck.

ernährten Kulturen kann die Kugelzelle, welche bei der Keimung entstand, direkt zum Oogon werden und bei Saccorrhiza unterbleibt sogar regelmäßig jegliche Teilung der Zoospore. Ohne die leere Zelle zu bilden, welche die anderen Keimlinge auszeichnet, runden sich die Schwärmer dieser Gattung nach Sauvageau ab, umgeben sich mit einer Zellhaut und aus dieser schlüpft dann der ganze Inhalt als Ei aus. Das ist wohl das primitivste, was man von „Gametophyten" an irgend einer Stelle des Pflanzenreiches kennt (Kylin).

Williams sah, wie Spermatozoiden sich auf das befreite Ei stürzen und verfolgte auch die Verschmelzung von Sperma- und Ei-Kern. Das Gesagte gilt für die Laminarien, bei Chorda bleibt das Ei im Oogonium hängen, es wird durch Teile der erweichten Oogoniumswand zurückgehalten. Die Spermatozoiden können durch letztere zum Ei vordringen.

B. Der Sporophyt.

+ Äußerer Aufbau.

a) Jugendstadien (Embryonale Stufen).

Die keimenden Zygoten bleiben bei Chorda durch die Schleimmassen des Oogons fast immer in Zusammenhang mit dem Gametophyten; bei den Laminarien werden sie oft weggespült, immerhin bleiben auch bei diesen die Keimlinge mit den zeitig gebildeten Rhizoiden sehr häufig in den Oogonien hängen. Das sind dann die zum Teil in Fig. 397 abgebildeten Stufen, welche auch Drew, Yendo, Killian u. a. vor sich hatten, Forscher, denen die Beobachtung der Sexualität noch nicht glückte. Sie, wie auch Sauvageau, Kylin u. a. haben aber die Entwicklung der jungen Laminarien, d. h., des Sporophyten durchaus richtig beschrieben.

Aus der Zygote geht (Fig. 397) zunächst eine Reihe von wenigen Zellen hervor und diese kann nach Pascher schon Zoosporangien mit Zoosporen bilden. Normaler Weise freilich beginnen die Gliederzellen Längsteilungen und diese führen bei Chorda (Fig. 398, *1*) zu den gerundeten Fäden, welche diese Gattung auszeichnen. Bei allen anderen Laminariales kommen sehr rasch von Rhizoiden gestützte Flächen zu Stande (Fig. 397, *4*). Die Keimlinge haben anfänglich eine Spitzenzelle (Fig. 397, *2*, *3*), diese wird aber durch Längswände, welche alle in eine Ebene fallen, ebenso wie die unter ihr liegenden Elemente zerlegt, und nunmehr wächst der ganze Oberteil zu einem einschichtigen Blättchen heran, das sich durch Längs- und Querteilungen ständig vergrößert (Fig. 397, *4*, *6*, *7*). Killian und Yendo, welche gleichzeitig in verschiedenen Erdteilen die Laminariaceen-Keimlinge studierten, machen darüber im Einzelnen nur wenig verschiedene Angaben. Ebenso Sauvageau. Offenbar ist die Entwicklung bei verschiedenen Arten nicht ganz gleich. Die unteren Regionen der Keimlinge teilen sich zunächst weniger energisch als die oberen, bald aber werden sie durch Wände, welche nach allen Richtungen des Raumes gestellt sind, zu einem gerundeten Körper, dem Stiel (Fig. 397, *6*, *7*). Der Vorgang ist bei den einzelnen Gattungen wohl wieder in Nebensächlichkeiten verschieden. (Killian, Yendo, Sauvageau).

Gleich nach der Differenzierung des Stieles tritt an der Grenze von Stiel und Spreite eine Wachstumszone interkalar auf und sorgt nun für Vergrößerung der angrenzenden Teile. Zunächst aber hören damit Zellvermehrungen an anderer Stelle nicht auf, überall sind sie noch tätig und so entstehen dann Formen wie Fig. 397, *5*. In diesen hat die Lamina ihre Einschichtigkeit längst eingebüßt; von der interkalaren Wachstumszone beginnend stellten sich Teilungen parallel zur Oberfläche ein, und machten jene erst zwei- dann mehrschichtig. Das Fortschreiten dieses Vorganges ist an gewissen Färbungen und Zonenbildungen äußerlich unschwer zu erkennen. Der Rand des Laubes bleibt, soweit ich sehe, immer einschichtig, bei der einen Gattung in größerem Umfange als bei der anderen; und es sei hier vorweg bemerkt, daß diese einschichtigen Ränder später bei fast allen Gattungen zerrissen werden. Das hat Yendo betont.

Die Spreite wird durch Teilungen parallel zur Fläche derber und durch solche senkrecht zu ihr natürlich auch größer, dementsprechend werden die Haftorgane verstärkt. Zunächst wird die Zahl der Rhizoiden vermehrt, dann aber bildet sich an der Stielbasis ringsum eine Wucherung, die sich immer mehr zur Haftscheibe erweitert (Fig. 401, *2*, *3*).

b) Die erwachsenen Pflanzen. (Postembryonale Stufen.)

Chorda unterscheidet sich in Entwicklung und äußerer Form scharf von den übrigen Laminariales und so wird es nicht schwer, zwei Familien zu unterscheiden:

1. Chordaceae mit stets gerundeten Sprossen,
2. Laminariaceae mit Sprossen, die sich sehr zeitig in Stiel und Spreite differenzieren.

1. Chordaceae.

Chorda Filum, die Meersaite, erreicht nicht selten 3—4 m Länge bei nur 2—4 mm Durchmesser. Die festen braunen Stränge sind völlig unverzweigt. Die Algen gehen auch ins Brackwasser und immer suchen sie ruhige Plätzchen auf. An solchen steigen sie vom Substrat, auf welchem sie mit einer Haftscheibe festsitzen, vertikal empor, um, wenigstens im seichten Wasser, die oberen Enden peitschenartig auf dem Wasser auszubreiten. Übrigens ist die Pflanze vermöge ihrer Form auch wohl an bewegtes Wasser angepaßt.

Sie ist gemein an allen nordatlantischen und nordischen Küsten.

Die erwachsene Pflanze bildet ihre Haftscheibe, die übrigens nicht sehr groß ist, aus Hyphen, welche, außen aus der Rinde entspringend, (vielfach in

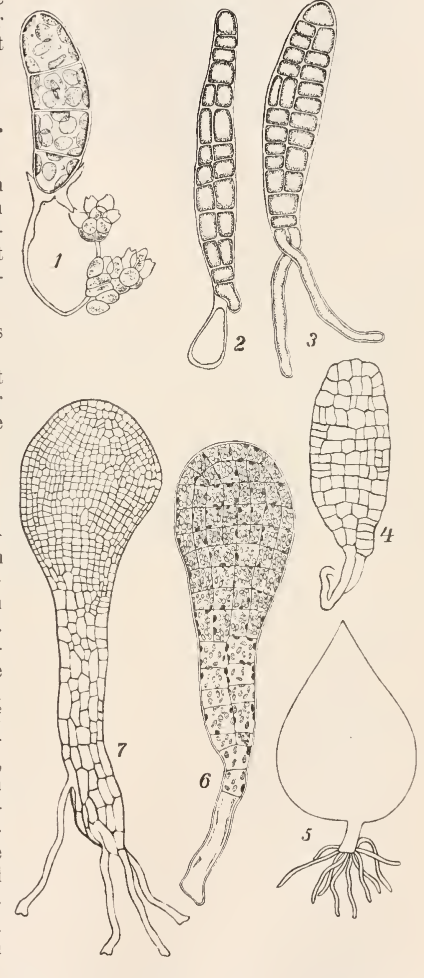


Fig. 397. *1* Sporophyt von *Laminaria saccharina* mit den Resten der Antheridien und der jungen Pflanze n. Kuckuck. *2*, *3* Keimlinge der *Laminaria digitata* n. Kylin. *4* Keimling der *Laminaria digitata* n. Killian. *5* Ders. von *Laminaria saccharina* n. Drew. *6*, *7* Dies. von *Costaria Turneri* n. Yendo.

den äußeren verschleimten Membranschichten) abwärts verlaufen und sich fest miteinander verflechten.

Nach KYLIN wächst die Meersaite nicht gleichmäßig über ihre ganze Länge, wie man gemeinhin annahm, sondern sie hat an der Spitze eine teilungsfähige Zone, welche allmählich in die fertilen Teile übergeht; diese nehmen den größten Raum auf den langen Sprossen ein, doch sind die untersten mehrere Dezimeter langen Regionen steril.

Auf Längs- und Querschnitten durch den fertigen Chordasproß kann man außen ein palissadenartig aufgebautes Rindengewebe (*r* Fig. 398, *4*, *5*) erkennen; ihm folgen nach innen als Angehörige des Zentralkörpers ziemlich lange, weite Zellen, und diese werden weiter einwärts abgelöst durch langgestreckte, sehr dünne Fäden (Längsfasern *lf* Fig. 398, *5*). Die ganzen Gewebemassen umschließen einen mittleren Hohlraum, welcher mit Schleim, häufig auch mit Gasen gefüllt ist. Letztere können so massenhaft auftreten, daß die röhrige Thalluswandung aufgebläht wird.

Betrachten wir jetzt, REINKE folgend, den Gewebebau etwas genauer, so finden wir an den sterilen unteren Teilen des Thallus als Rinde eine einfache Schicht von chromatophorenreichen, nicht sehr großen Zellen. Solche sind auch in den oberen Regionen gegeben, solange diese noch jung sind; sie vermehren sich zunächst noch durch antikline Teilungen. Das hört indes mit der Zeit auf; nun strecken sie sich in radialer Richtung (Fig. 398, *2*) und werden gleichzeitig etwas voneinander entfernt, weil der Sproß in die Länge wächst. Bald darauf werden sie durch Tangentialwände in zwei ungleiche Zellen zerlegt, in eine innere, kleinere (Basalzelle, *b* Fig. 398, *2*) und eine größere, äußere. Letztere stellt das dar, was REINKE als Assimilationsschlauch bezeichnet, ein Organ, welches im weiteren Verlauf der Entwicklung zu einem umgekehrt keulenförmigen Körper heranwächst und welches sowohl durch den Chromatophorengehalt als auch durch die derbe Membran an seinem Scheitel ausgezeichnet ist (Fig. 398, *3*).

Diese Assimilatoren rücken mit dem Längenwachstum des ganzen Thallus an ihrer Basis immer weiter auseinander, ihre Basalzelle (*b* Fig. 398, *2*, *3*) entwickelt infolgedessen eine freie Außenfläche und auf dieser werden seitlich neben den Assimilatoren in Mehrzahl Vorstülpungen sichtbar (Fig. 398, *2 sp*), welche endlich zu unilokulären Sporangien heranwachsen.

Die Sporangienanlagen enthalten nach ihrer Abgliederung von der Basalzelle einen Kern und etwa 4 Chromatophoren, beide vermehren sich reichlich und schließlich ballt sich um einen Kern und mehrere Chromatophoren das Plasma zu den Zoosporen. Das ist nichts Besonderes; wohl aber muß auf KYLINS Beobachtung hingewiesen werden, wonach die erste Teilung im jungen Sporangium eine Reduktionsteilung ist. Sie vollzieht sich unter Bildung eines Synapsisstadiums und führt zu etwa 20 Chromosomen; nachdem in dem ganzen großen Chordafaden bis dahin immer 40 Kernelemente in den Teilungen zu finden waren.

Die weiten Zellen des Zentralkörpers führen noch ziemlich reichlich Chromatophoren, sie sind, wie leicht ersichtlich, lang prismatisch, die Querwände sind dünn, die Längswände aber recht stark verdickt (Fig. 398, *4*, *5*), und zwar in den sterilen unteren Teilen der Chorda erheblich stärker als in den oberen. Das bedingt natürlich entsprechende Festigung.

Wir nannten die innersten Elemente Längsfäden und nicht mit REINKE Hyphen. Der Grund hierfür wird alsbald klar werden.

Neben den Längsfäden sind wirkliche Hyphen vorhanden; diese entspringen (Fig. 398, *5*) einer an die Längsfäden grenzenden Schicht des Zentralkörpers und verlaufen unter mehrfacher Verzweigung ungefähr senk-

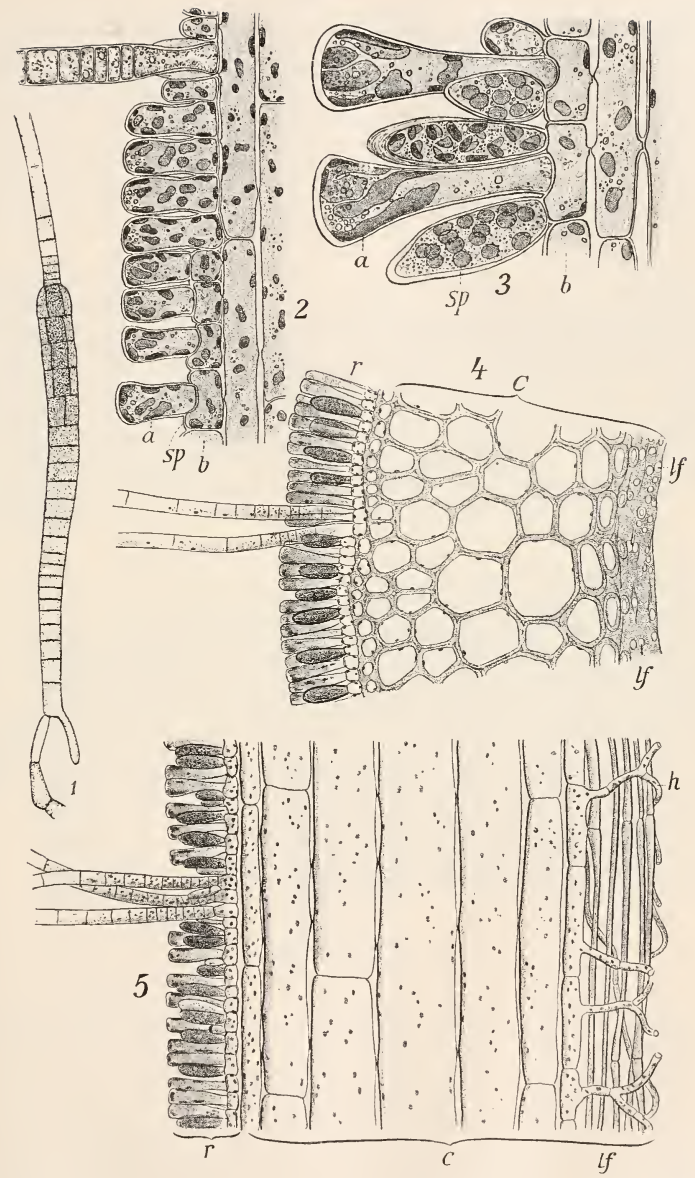


Fig. 398. *Chorda filum* n. KYLIN u. REINKEs Atlas. *1* Keimpflanze. *2* Längsschnitt durch die peripheren Teile eines jungen Sprosses. *3* Dasselbe von einem älteren Exemplar. *4* Querschnitt durch einen erwachsenen Thallus. *5* Längsschnitt durch denselben. *r* Rinde. *c* Zentralkörper. *lf* Längsfasern. *h* Hyphen. *a* Assimilatoren. *b* Basalzellen. *sp* Sporangien.

recht zur Längsachse des Thallus, indem sie sich zwischen den Längsfäden hindurchzwängen (Fig. 398, *5*, *h*).

An gewissen Stellen entwickeln sich die Hyphen reichlicher, wachsen in den zentralen Hohlraum hinein und bilden durch innige Verflechtung Gewebeplatten, welche wie Diaphragmen den Innenraum quer durchsetzen. Diese stehen in ziemlich konstanten Abständen.

Der geschilderte Aufbau bildet sich aus dem oben erwähnten und in Fig. 398, *1* wiedergegebenen Keimling dadurch heraus, daß die Gliederzellen des Keimfadens durch gekreuzte Längswände Quadranten bilden, welche

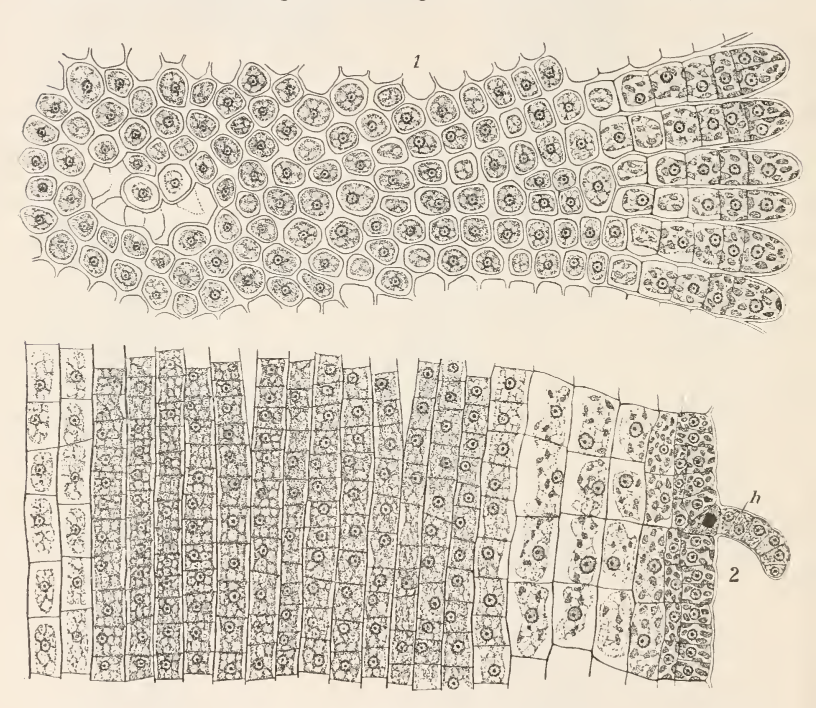


Fig. 399 n. Kylin. Gewebe in der wachsenden Region von *Chorda filum*. *1* Querschnitt. *2* Längsschnitt. *h* Haar.

weiterhin durch je eine Radialwand zerfallen, so daß acht keilförmige Zellen resultieren. Späterhin folgen tangentiale Wände und, indem die peripheren Zellen sich rascher nach allen Richtungen teilen als die zentralen, entstehen Gewebekomplexe wie sie in Fig. 399 nach Kylin wiedergegeben sind. Das ist die Anordnung in den oberen wachsenden Regionen der Chorda-Fäden.

Der Zentralkörper wird von kurzen, sehr inhaltsreichen Zellen gebildet, auf diese folgt ein Mantel mit etwas länger gestreckten Elementen, die nach außen kürzer werden (Fig. 399, *2*). Auf dem Querschnitt geben sich die Rindenzellen als radiäre Reihen zu erkennen, deren zu äußerst liegende Elemente inhaltsreicher sind (Fig. 399, *1*).

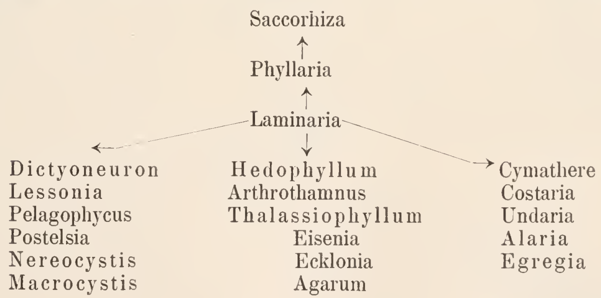
Ganz so, wie ich das in der ersten Auflage auf Grund von GRUBERS Präparaten vermutet hatte, strecken sich die mittleren Zellen gewaltig, ohne noch viel Querteilungen zu erfahren und bilden damit die Längsfäden (*lf* der Fig. 398, *5*). Sie weichen überall etwas voneinander, besonders aber trennen sie sich in der Mitte und dadurch entsteht dann der axile Hohlraum (Fig. 398. *5*), in welchen Hyphen (*hy*) von der Innenseite hineinwachsen. Die radiär gestellten Reihen der Rinde schließen unter immer neuen Teilungen ihrer peripheren Zellen zu einer stark gefärbten Außenschicht zusammen und aus dieser gehen dann die Assimilatoren und Sporangien in der oben geschilderten Weise hervor.

Schon an relativ jungen Pflanzen entstehen Wirtel von farblosen Haaren; sie entspringen meistens aus Zellen, welche an früh gebildete Querwände der jungen Pflanze grenzen. Später fallen diese primären Haare ab und werden durch sekundäre ersetzt, welche aus beliebigen Rindenzellen reichlich hervorsprossen und zwar sind es (Fig. 398, *2 h*) schräg gestellte Wände, welche die Basalzelle eines Haares von der Rindenzelle trennen.

Chorda tomentosa stimmt mit Chorda filum überein, doch ist der Sproß an Stelle der Haare mit zahlreichen, langen, goldgelben Fäden besetzt, welche zweifellos für die Ernährung tätig sind. Die Assimilatoren sind hier nicht keulig, sondern breit eiförmig, blasig und erinnern so etwas an diejenigen der Delamarea.

2. Laminariaceae.

Alle Vertreter dieser Familie durchlaufen die embryonalen Stufen, welche wir oben schilderten, d. h. der Keimling gliedert sich sehr zeitig in den Stiel und die Laubfläche. Ziemlich spät werden aus dieser allen gemeinsamen „Normalform“ Typen herausgearbeitet, welche uns die Unterscheidung verschiedener Gruppen ermöglichen. Das bedeutet besser ausgedrückt eine Differenzierung, welche nichts anderes ist als eine Anpassung an verschiedene Lebensbedingungen. Auf Grund der Entwicklung und der Ausgestaltung fertiger Pflanzen kann man etwa die folgende Gruppierung vornehmen:



α) Laminaria-Gruppe.

In der Gattung Laminaria behalten die Arten, welche der L. saccharina (Fig. 400) nahe stehen, ebenso die Typen, welche GRIGGS als Renfrewia zusammen faßte, zeitlebens die Umrisse bei, welche wir eben für die Keimpflanzen schilderten, nur die Größenverhältnisse werden natürlich andere. Bei Laminaria (Renfrewia) parvula haben wir es noch mit kleinen,

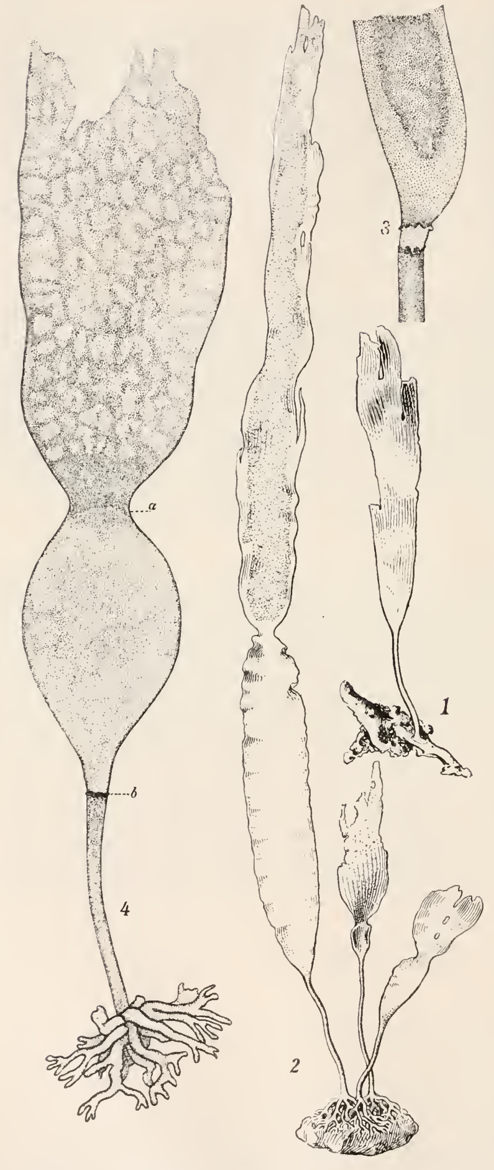


Fig. 400. *1* Keimpflanze einer *Laminaria (digitata?)*. Orig. *2 Laminaria saccharina*. Orig. *3, 4 Laminaria Sinclairii* n. SETCHELL im Laubwechsel.

ziemlich zarten Formen zu tun; in der Saccharina-Gruppe dagegen mit großen und derben. Laminaria saccharina z. B. erreicht im Stiel eine Länge von 1 bis $1^1/_2$ m, in der Laubfläche $2^1/_2$—3 m; der Stiel der L. longicruris wird sogar 5 m lang, die Spreite mißt 4 m in der Länge und 60 cm in der Breite (ROSENVINGE).

Bei den Renfrewien genügt die oben geschilderte Haftscheibe dauernd für die Befestigung, bei den Saccharina-ähnlichen Formen nicht. Bei diesen treten am Rande der Haftscheibe — mäßig alte Pflanzen vorausgesetzt — lokale Wucherungen auf (vgl. Fig. 401, *2*, *3*), erst einige, dann immer mehr bis ein ganzer Kranz gebildet ist; das sind die so charakteristischen Krallen oder Hafter. Sie sind von rundlichem Querschnitt, krümmen sich gegen die Unterlage, verzweigen sich dichotom und krallen sich am Substrat fest, in dem die Spitze oder auch andere Stellen sich saugnapfartig verbreitern. Im Laufe der Zeit entstehen mehrere miteinander alternierende Wirtel solcher Organe; da sie nachträglich noch ein gelindes Wachstum zeigen, heben sie die primäre Haftscheibe vom Substrat ab. Die Vorgänge erinnern an die adventiven Stelzwurzeln von Zea Mais

und an ähnliches. Die sukzessiven Wirtel haben wie Foslie betont, zu den Geweberingen im Stamm (s. unten) keine Beziehungen.

Solche Krallen kehren nun, das sei bereits hier bemerkt, fast in der ganzen Familie der Laminariaceen ebenso wieder wie die primäre Haftscheibe im Jugendstadium. Varianten im einzelnen sind natürlich nicht ausgeschlossen, und besonders treten in derselben Spezies nach Foslie Unterschiede auf, je nachdem die einzelnen Individuen stärker oder schwächer durch Zug in Anspruch genommen werden.

Kjellmanns Repens-Gruppe besitzt das Laub der vorigen, aus der Basis des Stiels aber brechen neben und über den Krallen Ausläufer hervor, welche an der Spitze neue Spreiten bilden, nachdem sie sich aufgerichtet haben. L. Rodriguezii Bornet, eine der wenigen Mittelmeerlaminarien, gehört hierher.

Die Laminarien der Digitata-Gruppe weichen im Alter von den Jugendformen recht weit ab. Die Spreite wird erheblich breiter als in der vorigen Abteilung, und schon auf recht jungen Stufen beginnen Risse aufzutreten, welche vom vorderen Rande her die ganze Fläche in Streifen von verschiedener Zahl und Breite zerlegen, die schließlich nur noch an der Basis zusammenhängen (Fig. 401). Die Größenverhältnisse entsprechen im wesentlichen den oben angegebenen; wir erfahren von 5 m und mehr Höhe, von 8 cm Stammdurchmesser usw. Das Längenverhältnis von Stie und Spreite zueinander variiert sehr, sogar bei der nämlichen Spezies

Der interkalare Vegetationspunkt an der Grenze zwischen Stiel und Laub, den wir schon an jugendlichen Keimpflanzen erkannten, bleibt dauernd erhalten; ganz besonders aber tritt er in Tätigkeit, wenn der jährliche Laubwechsel beginnt, der heute kaum noch für eine Laminarien-Art zweifelhaft ist. Schon die alten Algologen erwähnen ihn, doch haben erst Harvey, Ruprecht, le Jolis, Foslie, Setchell u. a. die Sachlage geklärt.

Der Beginn des Laubwechsels macht sich dadurch bemerkbar, daß die interkalare Wachstumszone eine energische Tätigkeit entfaltet. Bei Laminaria saccharina, die wir zunächst ins Auge fassen (Fig. 400), entsteht rasch eine teller- oder scheibenförmige Verbreiterung, welche durch eine Einschnürung von der alten Spreite scharf geschieden ist. Letzteres beweist, daß hier genau die Grenze zwischen Stiel und Spreite bevorzugt teilungsfähig ist. Das Scheibchen wächst immer mehr zu einem lineal-zungenförmigen Gebilde heran, das sich sehr bald als neue Spreite zu erkennen gibt und als solche funktioniert. Das alte Laub wird von den Wogen zerfetzt und bricht endlich an der Einschnürungsstelle ab. Je nach der Meeresbewegung hält es sich längere oder kürzere Zeit.

Setchell beobachtete bei den laubwerfenden Laminarien der amerikanischen Westküste das Auftreten eines scharfen Ringrisses (Fig. 400, *3*, *4*). Wie mit einem Messer wird die äußere Rindenschicht aufgetrennt, und die neue Spreite entsteht nun durch energisches Wachstum von Zentralkörper und Innenrinde. Die Reste der Außenrinde bleiben am Oberende des Stiels und am Unterrand des alten Laubes lange erhalten wie eine Manschette. Für europische Laminarien wird dieser Vorgang bislang nirgends angegeben, vielleicht ist er aber übersehen worden.

Lam. Cloustoni le Jol. (L. hyperborea Fosl.) bildet zunächst an derselben Stelle wie L. saccharina eine neue Scheibe, welche (Fig. 401) das alte fingerteilige Laub emporhebt. Aus der jungen Platte, die übrigens häufig arg verkrümmt ist, gehen dann die „Finger" des Laubes dadurch

hervor, daß im apikalen Teile derselben von den Seiten her beginnend Längsspalten auftreten (Fig. 401, links). Diese Spalten verlängern sich be-

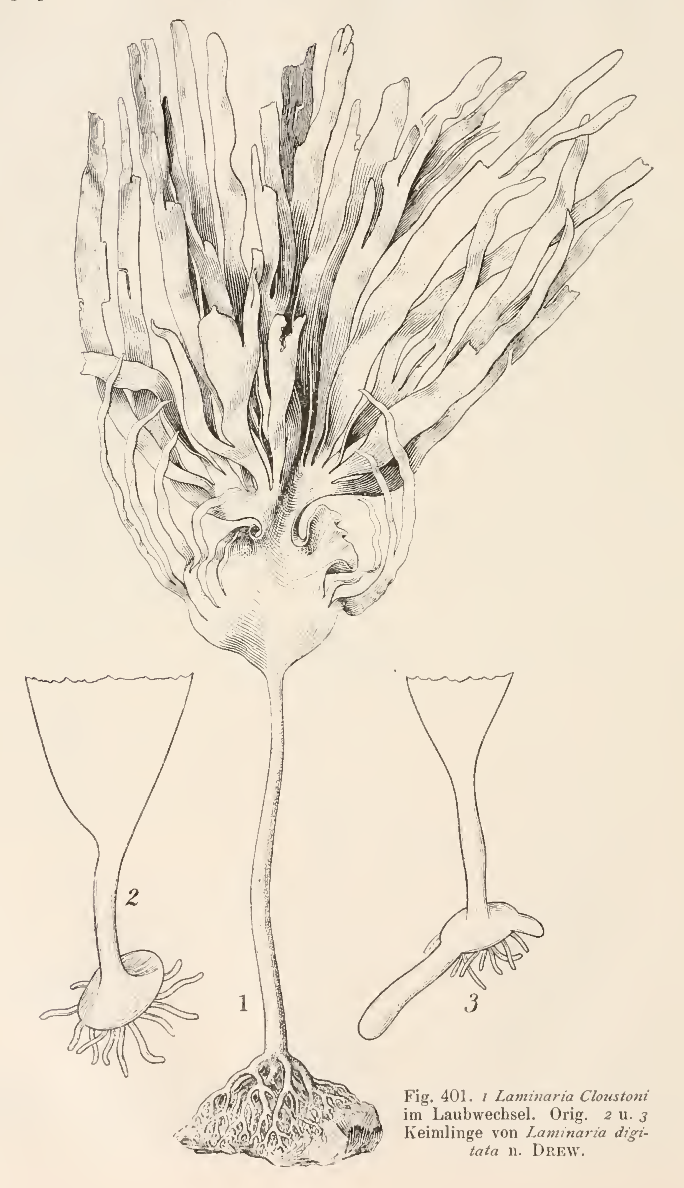


Fig. 401. *1 Laminaria Cloustoni* im Laubwechsel. Orig. *2* u. *3* Keimlinge von *Laminaria digitata* n. DREW.

sonders gegen die Spitze der jungen Fläche hin, und schließlich dringen sie bis an den oberen Rand derselben vor. Dadurch werden natürlich die Fingerlappen an ihrer Spitze frei und wachsen nun selbständig weiter, wie das Fig. 401 leicht ergibt; dabei können sie auch von der Spitze her erneute Längsspaltung eıfahren.

Nicht alle Laminarien aber folgen offenbar genau diesem Typus, denn nach Foslie beteiligt sich bei L. flexicaulis le Jol. (L. digitata [L.] Edm.) das oberste Ende des Stieles an der Neubildung des Laubes nicht. Vielmehr ist es hier nur die Basis der alten Blattfläche selber, welche eine erneute Tätigkeit beginnt. Deshalb fehlt häufig bei L. flexicaulis die Einschnürung zwischen der jungen und alten „Blattfläche". Dieselben gehen bei oberflächlicher Betrachtung direkt ineinander über und gaben Veranlassung zu der Meinung, daß solchen Formen der Wechsel des Laubes fehle.

An die Zone der Neubildung schließt sich nach aufwärts die Region des stärksten Wachstums. Fallis hat diese messend festgestellt und gefunden, daß die Verlängerung einige Zentimeter oberhalb der Übergangszone zwischen Stiel und Spreite am stärksten ist, daß aber dann das Wachstum allmählich gegen die Blattspitzen hin ausklingt.

An den nordeuropäischen Küsten findet man die Laminarien im Februar bis März im vollen Laubwechsel. Um diese Zeit zeigten ihn z. B. sowohl Exemplare der L. Cloustoni von den Küsten Finmarkens, welche Foslie abbildete, als auch diejenigen, welche von Helgoland stammend in Fig. 400 u. 401 wiedergegeben sind. Auch für L. Rodriguezii aus dem Mittelmeer erwähnt Bornet ähnliches. Danach beginnt der Prozeß im Dez.—Jan. und ist im April—Mai im wesentlichen beendet, wenn auch bei der L. Rodriguezii, welche sehr tief wächst, das alte Laub noch bis zum Herbst erhalten bleibt. Doch nicht überall und auch nicht von allen Spezies werden dieselben Zeiten eingehalten, Ruprecht meldet z. B., daß im Ochotskischen Meer, in welchem das letzte Eis erst im August zu schwinden pflegt, der Regenerationsprozeß im Juli noch nicht beendet war.

Wie oft sich der Laubwechsel am gleichen Individuum wiederhole, war aus den meisten Angaben der Algologen nicht recht zu ersehen. Neuerdings gibt Yendo an, daß die Laminarien der japanischen Küsten im Okt. bis Dez. die Gameten entwickeln. Die Sporophyten wachsen vom Jan. bis Okt. des nächsten Jahres zu normalen Pflanzen heran, die auch fruchten. Im Winter wird die Hauptmasse des Laubes zerstört, doch treibt die interkalare Wachstumszone bis zum September ein neues Blatt, das nun fruchtet und dann mit dem Stiel ganz von der Bildfläche verschwindet. Danach wären diese Laminarien zweijährig. Ob das für alle Formen in anderen Meeren zutrifft, steht noch dahin, jedenfalls sind die Unterschiede nicht goß. Denn Kylin fand an Schwedens Westküste im Sommer Laminarienkeimlinge von 1 mm bis zu 10 cm Höhe. Am Ende des Sommers erreichten sie 20 bis 30 cm. Im folgenden Winter wechselten die nunmehr einjährigen Pflanzen das Laub ohne zu fruchten. Sporangien tragen erst die 2 Jahre alten Pflanzen. Die einjährigen Algen sind also schwächer als die älteren, das tritt auch bei den japanischen Arten hervor, obwohl diese schon im ersten Jahr fruchten. Ob auch im Norden Europas die Laminarien nach 2 Jahren völlig absterben, ist nicht klar. Prüfung ist notwendig. Ich könnte mir denken, daß die erstarkten Pflanzen mehrere Jahre hintereinander den Laubwechsel wiederholen, der dann immer in engster Beziehung zur Fruktifikation stehen würde. Wenn Foslie sagt, daß 4—5 Jahre vergehen, ehe eine von Laminarien entblößte Stelle wieder mit Exemplaren von 1 m Höhe besiedelt wird, so könnte das vielleicht diese Hypothese stützen.

Die Sori überziehen meist in großen unregelmäßig begrenzten Flecken beide Seiten des Laubes, nur in einzelnen Fällen haben sie bestimmtere Umrisse, z. B. bei L. Rodriguezii liegen zwei fast halbmondförmige Sori symmetrisch an der Basis des alten Laubes.

Als Laminarien mit stark modifizierter Basis resp. mit veränderter Krallenbildung darf man wohl die eigenartige Phyllaria und die Saccorrhiza betrachten.

Die Keimlinge der Phyllaria (Saccorrhiza) dermatodea le Jol. gleichen im wesentlichen denjenigen der Laminarien, haben aber Haargruben. Sie besitzen wie jene eine Haftscheibe. Unmittelbar über dieser geht nach SETCHELL aus dem Stiel ein Wulst hervor (Fig. 402, *1*), welcher nacheinander zwei Kreise von breiten Krallen gegen das Substrat entsendet (Fig. 402, *2*). Die Krallen greifen glockenartig über die Haftscheibe.

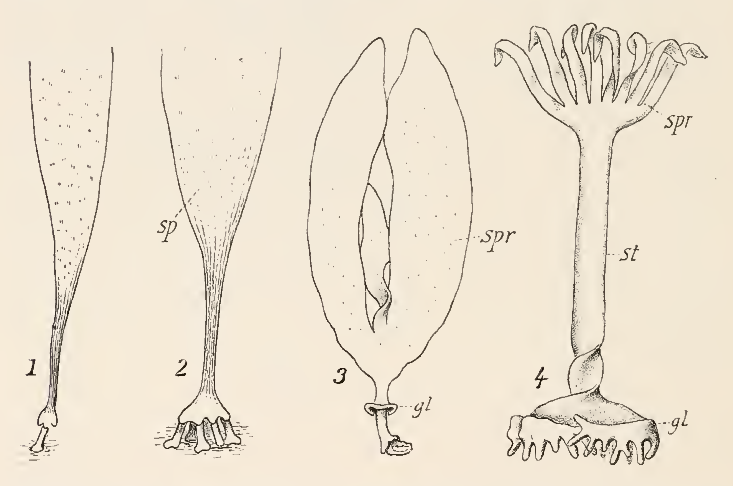


Fig. 402 n. BARBER u. SETCHELL. *1 Phyllaria dermatodea*, junges Exemplar. *2* dies., älteres Exemplar. *sp* die sporangientragenden Regionen. *3 Saccorrhiza bulbosa*, jung. *4* dies., älter. *spr* Spreite. *st* sekundärer Stiel. *gl* Glocke.

Durch die Tätigkeit eines interkalaren Vegetationspunktes wird an der Basis der ursprünglich sehr dünnen Laubfläche derberes lederartiges Gewebe eingeschaltet, welches keine Haargruben mehr führt (Fig. 402, *2*). Auf diesem lederartigen Teile des Laubes entstehen dann die Sporangien.

Noch seltsamer ist Saccorrhiza bulbosa (BARBER, PHILLIPS, SAUVAGEAU). Die älteren Keimlinge haben ein zerschlitztes Laub wie die Laminarien. Ein Ringwulst entsteht nach BARBER auch hier (Fig. 402, *3*), jedoch geht derselbe unmittelbar unter der Lamina aus der interkalaren Wachstumszone hervor. Der Wulst wächst später zu einem schirm- dann zu einem glockenförmigen Körper heran, der wiederum die primäre Haftscheibe und den unteren Teil des Stieles einschließt. Vom Rande und zum Teil auch von der Oberfläche der Glocke entspringen dann in mehreren Reihen Krallen (Fig. 402, *4*), welche für Festheftung auf dem Substrat sorgen. Ein Teil der Krallen bleibt rudimentär und bedingt in Verbindung mit zahlreichen, oft regelmäßig angeordneten Papillen ein rauhes Aussehen der ganzen

Oberfläche. Für die Bildung des Ringwulstes und der „Glocke“ wird indes nicht das ganze interkalare Meristem aufgebraucht, vielmehr wächst der Teil unmittelbar über dem ersteren bedeutend in die Länge und hebt damit die Spreite weit empor (Fig. 402, *4*). Der so nachträglich entwickelte Stiel *st* ist stark abgeflacht, an seiner Basis ist er schraubig gedreht, und späterhin erscheinen gar noch wellig gekrümmte Flügel an seinen Rändern.

Die Sporangien entstehen auf dem gewellten und gedrehten Stiel und vor allem auf der Außen- und Innenseite der basalen Glocke (s. auch GARDINER). Hierin weicht S. bulbosa unverkennbar scharf von Phyllaria dermatodea ab und nähert sich in gewissem Sinne der Alaria, wie auch BARBER bereits betont. Das Gemeinsame ist die Entstehung der fruktifizierenden Teile direkt aus der interkalaren Teilungszone.

Die S. bulbosa kommt an den französischen, englischen, norwegischen usw. Küsten vor; auch bei Neapel sah ich sie. Sie stellt nach BARBER eine der größten europäischen Algen dar. Die Glocke kann bis zu 30 cm Durchmesser, der Stiel bis zu 60 cm Länge erreichen, und die Spreite mißt ausgebreitet 2—4 m nach demselben Autor. TOBLER gibt etwas geringere Abmessungen an. Das Gewächs ist nach PHILLIPS einjährig. Er fand es im Oktober an den englischen Küsten voll entwickelt, im März waren nur noch die Glocken vorhanden, das Laub war von den Wellen zerrissen.

Die Glocke der Saccorrhiza mag man zunächst als Haftorgan betrachten, das an Stelle der gewöhnlichen Krallen tritt. Es leistet aber zweifellos mehr. Die große Halbkugel widersteht den Stürmen des Winters, indem die Wogen über dieselbe wegrollen wie über einen Steinblock, das betonte schon GREVILLE, und damit ist die Möglichkeit gegeben, im Frühjahr Fortpflanzungsorgane zu produzieren und in ruhigeren Zeiten neue Pflanzen mit Spreite zu erzeugen.



Fig. 403. *Dictyoneuron californicum* n. RUPRECHT.

Hierher mag man einstweilen auch SKOTTSBERGS Phaeoglossum monacanthum rechnen; sie hat die Umrisse der jungen Laminarien, eine Haftscheibe, aber keine Krallen. Sporangien sind unbekannt.

β) Lessonia-Gruppe.

Die Formen der Lam. digitata führen uns unschwer hinüber zu einer Anzahl von Gattungen, die sich alle durch eine ganz charakteristische

Zerspaltung des Laubes auszeichnen. Man könnte sie fast als Schizo-Laminariaceen bezeichnen.

Eine der einfachsten unter ihnen ist wohl Dictyoneuron (Fig. 403). Die Pflanze gleicht noch im Alter und umsomehr vermutlich in der Jugend einer kurzgestielten Laminaria. Die Leisten und Rippen, welche eine Netzzeichnung herbeiführen, sind nebensächlich, wichtig aber ist die Art der



Fig. 404. *1* u. *2* Keimlinge von *Lessonia flavicans Boryg* n. SKOTTSBERG. *3* Schema einer jungen Pflanze von *Lessonia*. *4 Lessonia nigrescens* n. POSTELS u. RUPRECHT. Die Zweige sind etwas anders gelegt als im Original.

Längsspaltung. An der Grenze von Stiel und Spreite tritt nämlich (Fig. 403) ein Riß auf, derselbe setzt sich späterhin nicht bloß nach oben fort. um die ganze Fläche vollends in zwei Teile zu zerlegen, er greift auch ziemlich weit nach abwärts auf den Stiel über und spaltet diesen, doch bleibt die allerunterste Region unberührt. Die Spaltungen können sich in den beiden

Teilstücken wiederholen. Die letzteren sind anfänglich noch durch die nicht zerschlitzte Stielbasis verbunden, doch werden sie später durch Zerfall des Verbindungsstückes isoliert; sie heften sich dann selbständig durch Hafter fest, welche aus der Basis der Einzelstiele hervorgehen.

Die Keimpflanzen der berühmten Lessonien haben (Hooker und Harvey, Skottsberg u. a.) die typische Laminarienform mit dem interkalaren Vegetationspunkt (Fig. 404, *1*), und diese wird vielleicht ziemlich lange erhalten, denn Skottsberg fand Exemplare von Lessonien von 13 cm Breite, die sich noch auf dieser Stufe der Entwicklung befanden. Später tritt ein Längsspalt auf, der genau wie bei Dictyoneuron sowohl das Laub wie auch das obere Ende des Stieles in zwei Hälften teilt. Anfangs nur kurz, setzt er sich durch die ganze Spreite fort. So entstehen dann Stufen wie Fig. 404, *2*. In jedem Teilblatt wiederholt sich der geschilderte Prozess (Fig. 404, *3*) und das geht dann so weiter, bis eine Pflanze (Fig. 404, *4*) mit zahlreichen „Blättern" entstanden ist. An vielen von diesen sieht man dann die Spalten, welche den Beginn neuer Zerschlitzung der Flachsprosse bedeuten. Man spricht hier gern von Blättern, aber es ist deutlich, daß es sich um ein System dichotomer Äste mit terminalen Flachsprossen handelt. Ähnlich wie bei Dictyoneuron bleiben bei Skottsbergs Lessonia fruticans die basalen gerundeten Sprosse recht kurz, während die Flachsprosse lang werden — er gibt 6 bis 7 cm Länge für die gesammten runden Sprosse, dagegen 50—60 cm für die „Blätter" an. Lessonia nigrescens (Fig. 404, *4*) hat dann schon einen scheinbaren Hauptstamm: Dieser kommt zustande, indem einzelne Gabeläste in der Entwicklung voraneilen, andere unterdrückt oder gehemmt werden, die kräftigeren setzen sich in die Verlängerung der älteren Achsen. Das ist noch viel ausgeprägter bei Lessonia flavicans; außerdem erfährt hier alles, was unterhalb der interkalaren Wachstumszone sitzt, nicht bloß ein erhebliches Längenwachstum, sondern auch eine bedeutende Verdickung, und so resultieren Bäumchen (Fig. 405, 406), welche nach Hooker und Harvey eine Höhe von 3—4 m und im Hauptstamm die Dicke eines Mannsschenkels besitzen. Skottsberg freilich sah so große Formen nicht, er gibt den Stammdurchmesser mit 4 cm, die Länge von Stamm und Ästen mit 90 cm, die Blattlänge mit 60 cm an.



Fig. 405. *Lessonia flavicans.* Habitusbild, verkl. n. Hooker u. Harvey.

Die Sporangien sitzen in großen, leicht hervortretenden Flecken auf den Flachsprossen, sie lassen nur den Rand frei.

Es braucht kaum gesagt zu werden, daß die interkalare Wachstumszone der Keimlinge auf die Basis der Flachsprosse übergeht. Sie leitet den Laubwechsel ein,der hier wie bei den Laminarien beginnt, wenn die Sporangien auf dem alten Laub entleert sind. Harvey und Hooker geben an, daß die sporangientragenden alten Teile zerstört und die Reste



Fig. 406. Zweig von *Lessonia flavicans*, verkleinert n. POSTELS u. RUPRECHT und etwas anders orientiert.

des alten Flachsprossgewebes auf jungen interkalar gebildeten Elementen emporgehoben werden. Eine Einschnürung an der Übergangsstelle von Alt zu Jung erwähnen sie nicht. Skottsberg und Areschoug weisen auf solche hin. Immerhin dürfte eine so scharfe Grenze wie bei den Laminarien nicht gegeben sein.



Fig. 407. *Nereocystis Lütkeana* P. u. R. *1* u. *2* junge Stadien n. McMillan. *3* fast erwachsene Pflanze n. Postels u. Ruprecht.

Die konzentrischen Zonen auf dem Querschnitt der Stämme sind nach Skottsberg keine Jahresgrenzen. Sie werden demnach zu dem Laubwechsel und der Laubzerschlitzung kaum in Beziehung stehen (s. a. Harvey).

Pelagophycus hat nur vier allerdings 5—6 m lange Flachsprosse, welche auf langen gegabelten Stielen sitzen. Nach Areschougs Beschreibung

ist kein Zweifel, daß Form und Aufbau einem vierblättrigen Keimling von Lessonia entspricht, wie er in Fig. 404, *4* schematisiert wurde. Eine große Schwimmblase liegt im primären Stiel, gerade unterhalb der Stelle, wo die erste Gabelung beginnt.

Postelsia hat einen dicken, hohlen Stamm, der auf seinem Scheitel 16 oder 32 Flachsprosse trägt, die periodisch erneuert werden (Kjellman). Es handelt sich, kurz gesagt, um eine Lessonia, deren primärer Stamm sich stark entwickelt hat.

Die riesige Nereocystis läßt sich nach Mc Millan, welcher ältere Angaben revidierte und erheblich ergänzte, unschwer auf Laminaria resp. Lessonia zurückführen. Die Keimlinge (Fig. 407) der Nereocystis gleichen jungen Laminarien; werden sie etwas älter, so tritt ziemlich genau in der Mitte der Blattfläche ein Längsspalt auf (Fig. 407, *1*), welcher die letztere in zwei Hälften zerlegt. Diese rücken ein wenig auseinander und werden dann wiederholt längs gespalten; man kann aber immer noch zwei Gruppen von Lappen, entsprechend den beiden primären Blatthälften, erkennen (Fig. 407, *2*)

Inzwischen ist die Region genau an der Grenze zwischen Stiel und Spreite zu einer großen Schwimmblase aufgeschwollen (Fig. 407, *2*, *3*), welche anfänglich fast kugelig ist, sich später aber umgekehrt keulen- oder retortenartig gestaltet.

Mc Millan betont, daß nur der erste Längsriß der Lamina bis auf die Schwimmblase herabreicht, die späteren aber nicht bis an die Wand derselben vordringen.

So entstehen dann Flächen, welche der großen Blase mit einem kurzen Stiel aufsitzen. Dieses Laub teilt sich weiter durch Längsrisse. wie aus Fig. 407, *3* zu ersehen. Die wachsende Region liegt nach Fallis am unteren Ende des flachen Laubes. Die Wachstumsintenität nimmt gegen die Spitze hin ab. Der Stiel ist unterhalb der Blase nur schwach wachstumsfähig. Schneidet man aber die Spreite unterhalb der Basis ab, so wächst diese normal weiter (Fallis).

Die Pflanze ist einjährig (Setchell), sie erscheint an den Westküsten Amerikas im Februar, fruchtet und schwindet im November bis Dezember.

Nach Mc Millan erreicht die Pflanze eine Länge von 90 m, die Schwimmblase mißt 2—3 m in der Länge und 15 cm im Durchmesser. Setchell spricht von 45—50 m und Frye findet an einem Standort 21 m, am anderen 38 m.

Nach der Entwicklung könnte man Nereocystis fast zu den Laminariceen zählen. Mir scheint aber die Ähnlichkeit mit Lessonia größer zu sein.

Wir wenden uns jetzt zur „berühmtesten aller Meeresalgen“, zur Macrocystis, welche in ihren Keimpflanzen die Beziehungen zu Lessonia deutlich dartut, während die älteren Teile von dieser Gattung erheblich abweichen. Die Pflanze ist mit zahlreichen Haftern auf dem Meeresboden (an Gestein, Muscheln usw.) verankert. (Fig. 408, *1*). Nach aufwärts erheben sich einige kürzere und daneben lange Sprosse. Während erstere vom Wasser bedeckt bleiben, streben letztere zur Oberfläche empor und lassen die Hauptmasse ihres Laubes auf dieser schwimmen. Das ist möglich, weil der Hauptstamm dünn, tauartig ist; er trägt in regelmäßigen Abständen Flachsprosse, die an ihrer Basis zu mehr oder minder großen Blasen erweitert sind. Die Hauptmasse des Tanges hängt also an diesen Blasen wie ein Fischernetz an Korken oder Bogen. Die schwimmenden und flutenden Oberteile der Alge heben und senken sich mit den Wogen und können nach Darwin als Wellenbrecher dienen. Für Macrocystis pyrifera geben



Fig. 408. *Macrocystis pyrifera* n. Skottsberg, Postels u. Ruprecht. *1* ganze Pflanze, *b* Meeresboden, *w* Wasserfläche. *2* Endstück eines Sprosses, *v* Wachstumszone. *3, 4, 5* Schemata.

Harvey und Hooker an, sie wachse bei 15—20 m Tiefe, der Sproß könne eine Länge von fast 200 m erreichen. Diese auf Angaben der Seeleute beruhenden Daten bringt Skottsberg, der die ganze Macrocystisfrage besonders auf den Falklandsinseln prüfte, auf das richtige Maß (s. auch Frye). 50—60 m ist die größte Länge, der sehr biegsame Stamm mißt nur 5—11 mm in der Quere, die Blätter werden bis zu 1,5 m lang und 19 cm breit. Meistens aber ist alles kleiner und Macrocystis angustifolia hat ziemlich geringe Dimensionen, und an jüngeren Exemplaren dieser wie anderer Arten läßt sich der Aufbau der langen Triebe unschwer verfolgen.

Da sieht man zunächst, daß alle Seitenglieder einreihig an der Mutterachse sitzen und höchstens durch sekundäre Verschiebungen aus der Verzweigungsebene herausgedrängt werden. Als Seitenorgane fungieren die schon erwähnten schmalen, oft netzig gezeichneten und gesägten Flachsprosse (Fig. 408, *2*) mit der großen blasigen Aufschwellung an ihrer Basis. Sie sind mit der Hauptachse durch einen biegsamen Stiel verkettet.

Verfolgt man den Hauptsproß bis zur Spitze, so findet man hier das fahnenartige Endstück (Fig. 408, *2*), von dem alle Neubildung ausgeht. Schon Meyen beschrieb dasselbe, später haben sich Agardh, Harvey, Will, Rosenthal, Goebel und besonders Skottsberg mit ihm befaßt.

Dort, wo sich die Hauptachse in das Endstück fortsetzt, ist die Kante des letzteren ziemlich dick, das Ganze wird aber nach dem entgegengesetzten Rande hin wesentlich dünner. Die eigentliche Wachstumszone liegt interkalar bei *v* Fig. 408, *2*; von ihr geht die Vergrößerung der Endfahne aus, und zugleich entstehen in ihr, nur wenig gegen die Kante geneigt, kurze Spalten. In dem Maße, als diese sich gegen die dünnere Seite der „Fahne" ausbreiten und sich erweitern, werden die zukünftigen Flachsprosse herausmodelliert. Die zwischen den Spalten liegenden Gewebekomplexe runden sich an ihrer Basis ab und schwellen dann zu großen Schwimmblasen auf, an der Spitze dagegen bleiben sie flach und erhalten Leisten usw., welche die bekannten Runzeln begrenzen. Erst ziemlich spät wird die Spitze des Flachsprosses von der End-Fahne losgeschnitten. Dann wächst das ganze Organ noch an seiner Basis weiter, bis es etwa die Länge von $1^1/_2$ m erreicht hat. In dieser Form dauert es längere Zeit aus; schließlich bricht es — wohl infolge der Wellenbewegung — unmittelbar über der Schwimmblase ab.

Die Verlängerung des Hauptsprosses findet, abgesehen von der Tätigkeit der eigentlichen Vegetationszone, dadurch statt, daß die zwischen den jungen Flachsprossen liegenden Achsenstücke sich erheblich strecken und internodienartig werden.

Die Angaben von Agardh, Will, Rosenthal, Goebel, Postels und Ruprecht wie auch von manchen anderen Beobachtern gaben in ihrer Unvollständigkeit Anlaß, um über die Keimung und die Keimlinge der Macrocystis manches zu erraten. Sicherheit über die Entwicklung gewann man erst durch Skottsbergs zusammenhängende Darstellung, die sich auf eigene Anschauung gründet. Die jüngsten Stufen sind von kleinen Laminarien oder Lessonien kaum zu unterscheiden, und das in Fig. 407, *1* für Nereocystis wiedergegebene Bild paßt in der Hauptsache auch auf Macrocystis. In der Spreite der Keimpflanze bildet sich zunächst ein medianer Längsriß auf diesen folgt rechts und links seitwärts eine neue Spalte, dazu bestimmt, die Fläche in vier Teile zu zerlegen. Ehe das vollendet ist, beginnt der Keimling ein ausgiebiges Wachstum an den Rändern des Laubes und vollzieht damit eine bedeutende Verbreiterung. Werden jetzt die in Fig. 407, *1* nur

angedeuteten Spalten bis an den oberen Rand der Spreite vorgetrieben, so entstehen zwei mittlere und zwei seitliche Lappen (in Fig. 409 mit *1* bzw. *2* bezeichnet). Die mittleren bleiben zunächst unverändert, die seitlichen (*1*) dagegen bilden sehr rasch neue Längsspalten (Fig. 409), so zwar, daß mehrere derselben aufeinander folgen. Die erste Spalte in *1* liegt nahe dem Innenrand, die späteren folgen nach auswärts, wie aus Fig. 409 bei *1 a* sofort ersichtlich. Damit sind schon die Fahnen gegeben, die wir für ältere



Fig. 409. *Macrocystiz pryrifera.* Keimpflanze n. SKOTTSBERG. *ha* Hafter.

Pflanzen beschrieben, und man kann sich leicht vorstellen, daß sie nun wie diese arbeiten, indem sie immer nach innen neue Flachsprosse abgliedern. Die mittleren Lappen sind aber keineswegs untätig, sie treten in Längsteilungen ein (Fig. 408, *3*) und erzeugen Fahnen, die nun wie die seitlichen arbeiten, das deutet Fig. 408, *4* an. Die mittleren Fahnenpaare sind gegen die äußeren gekehrt (Fig. 408, *4*). Während sie nun im allgemeinen die üblichen Flachsprosse mit begrenztem Wachstum bilden, entwickeln sich die zuerst von Fahne 2 abgegliederten Teile wieder zu Fahnen, welche

Langtriebe (*3*) entstehen lassen (Fig. 408, *5*). Jene sind wiederum den älteren Fahnen zugekehrt, aus denen sie hervorgingen.

Die Ausbildung dieser und ähnlicher Sprosse schwankt aber von Fall zu Fall, ja, es kommt vor, daß die eine Hälfte einer Keimpflanze in der Ausbildung weit hinter der anderen zurückbleibt.

Bemerkenswert ist, daß einige der untersten Flachsprosse, gelegentlich auch etwas höher stehende, Neigung zeigen, sich anders zu verzweigen als eben geschildert. In ihnen liegen die Längsrisse in gleichen Entfernungen voneinander, die entstehenden Lappen sind untereinander nicht verschieden, und so bildet sich ein System von Kurztrieben, das ganz und gar jungen Lessonien gleicht. In Fig. 408 ist bei *b* ein solches angedeutet.

Die Sporangien wurden von mehreren Beobachtern auf den lessonioiden Trieben an der Basis der großen Pflanzen gefunden (Smith und Whitting). Skottsberg und Hofmann aber zeigten, daß sie auch auf den normalen Flachtrieben gebildet werden, mögen solche eine Blase führen oder nicht. Endlich kommen sogar große Sporangien-Sori auf den Fahnen vor, allerdings auf den älteren Teilen derselben. Überall dürften auch hier die fruktifizierenden Gewebe abgestoßen werden. Die Sporophylle sind teils glatt, teils gerunzelt, im letzten Fall sitzen die Sporangien in den Vertiefungen.

γ) Thalassiophyllum-Gruppe.

Hedophyllum sessile ist eine Laminaria mit geschlitztem Laub, welcher im Alter der ganze Stiel fehlt; die Spreite allein wird etwas gekrümmt dem Substrat angeheftet. Die Entwicklung geht von kurzgestielten laminarioiden Keimlingen aus. Diese verdicken den Stiel und den Grund der Spreite, mit breiter Basis legt sich letzterer dem Substrat auf, während der Hauptteil des Ganzen aufgerichtet bleibt, man könnte also von einer aufsteigenden Spreite reden. Der Blattgrund läßt aus seiner Fläche Hafter hervorgehen, welche ihn an seiner Unterlage festlegen. In dem Maße als die Pflanze älter wird, biegen sich weitere Regionen des Laubes auf die Unterlage nieder, und dann stirbt langsam alles ab, was diese schon früher berührte; zuerst der Stiel, dann die untersten Spreitenteile. Hand in Hand mit diesem Vorgang verbreitert sich der liegende wie der aufrechte Teil des Laubes bedeutend an seinen Rändern; das beginnt schon sehr zeitig und ebenso früh bilden sich an den jungen Pflanzen Risse, welche das Laub von oben her bis fast auf den Grund spalten. Indem Verbreiterung und Rißbildung fortschreiten, entstehen Büschel oder gar Rosetten, gebildet von den aufrechten Teilen einerseits, den liegenden andererseits.

Schon bei dieser Art fällt die starke Bevorzugung der beiden Seitenränder bezüglich des Wachstums auf, das ist noch viel merkwürdiger bei Hedophyllum subsessile. Der ältere Keimling verbreitert seine Laubfläche erheblich und spaltet diese in Lappen wie eine Laminaria digitata oder Cloustoni. Nun aber verdicken sich die nach unten gekehrten Ränder der Spreite rechts und links vom Stiel ganz erheblich, dann zerreißen die mittleren Lappen unregelmäßig und schwinden ganz bis hinab auf eben jene Randverdickungen. Diese tragen nun beiderseits des kurzen Stieles die stehengebliebenen Seitenlappen. Indem diese sich zu normalen Spreiten ergänzen, entsteht die in Fig. 410 nach Setchell wiedergegebene Form. Man möchte bei dieser an eine Gabelung des Stieles denken, wenn man die Entwicklung nicht kennte. Die sekundären Spreiten tragen dicht am Übergang in den Stiel Hafter, das hängt damit zusammen, daß, wie bei

H. sessile, sich die ganzen basalen Partien breit dem Boden auflegen und dann festheften. Eine weitere Verzweigung im obigen Sinne wurde in den sekundären Spreiten von Setchell nicht beobachtet. Möglich wäre sie wohl schon.

Bereits bei H. subsessile ist die sekundäre Spreite ein wenig nach einwärts an den Rändern gebogen. H. spirale, das Yendo beschrieb, tut einen Schritt weiter vorwärts. Seine Entwicklung ist die gleiche, nur werden die sekundären Spreiten schraubig zusammengerollt, und das führt dann hinüber zu dem im Aufbau ganz ähnlichen Arthrothamnus, den ebenfalls Yendo beschrieb. Diese Alge verzweigt auch die sekundären Spreiten mehrfach.

Damit wäre dann eine ziemlich vollständige Reihe von H. sessile aufwärts bis zu Thalassiophyllum gegeben.

Fig. 410. *Hedophyllum subsessile* n. Setchell.

Der aufrechte, verzweigte Stamm von Thalassiophyllum, der 1 m hoch werden kann, trägt an den Enden der Haupt- und Seitenachsen spiralig-trichterig eingerollte Laubflächen, welche reichlich mit Löchern versehen sind (Fig. 411). Rollt man einen der Trichter auf, so sieht man, daß der ganze Innenrand (Fig. 412 *v*) die Wachstumszone darstellt, welche nach unten in den Stamm (*s*) übergeht. Wachstumszone und Stamm sind beim Abrollen, in Fig. 412, stark beiseite gebogen, normalerweise sind sie natürlich annähernd aufgerichtet. Die sauber in Reihen orientierten Löcher veranschaulichen durch Lage und Größe ohne weiteres den Verlauf der Neubildungen. Die älteren Teile des Thallus werden aus den inneren jüngeren gleichsam herausgeschraubt, sie sterben später ab und hinterlassen am Stamm nur einige schraubig angeordnete Reste. Die Verzweigung ist nach Rosenthal, der den Aufbau der Gattung genauer untersuchte, eine adventive, die Äste gehen, wie es scheint, aus dem unteren Rande von älteren Thalluslöchern hervor, welche in unmittelbarer Nähe des Stammes

gelegen sind, hier bildet sich ein eingerollter Vegetationspunkt, der nun einen Trichter produziert.

Eine gewisse Ähnlichkeit mit Macrocystis scheint unverkennbar; wie würde deren Fahne aussehen, wenn man sie um ihren Rücken zu einer



Fig. 411. *Thalassiophyllum Clathrus* n. POSTELS u. RUPRECHT.

Düte zusammendrehte? Ob damit eine Verwandtschaft angedeutet sei, ist freilich nicht sicher.

Über eine solche geben die Keimlinge, die SETCHELL besonders beschrieben hat, einige Auskunft (Fig. 412, *2—6*). Die jüngsten Stufen derselben haben wieder die bekannte Laminarienform; bald aber verbreitern sie sich

und werden fast nierenförmig. Dann sieht man an der Basis des Laubes zu beiden Seiten des Stieles leichte Verdickungen auftreten (Fig. 412, *2*); diese werden stärker, und bald beginnen die Ränder der Keimlinge sich um die Verdickungen einzurollen. Fig. 412, *3* u. *4* geben das besser als lange Beschreibungen. Das Mittelstück der jungen Pflanzen ist an diesen Vorgängen weitgehend unbeteiligt, es bleibt im Wachstum zurück und zerreißt

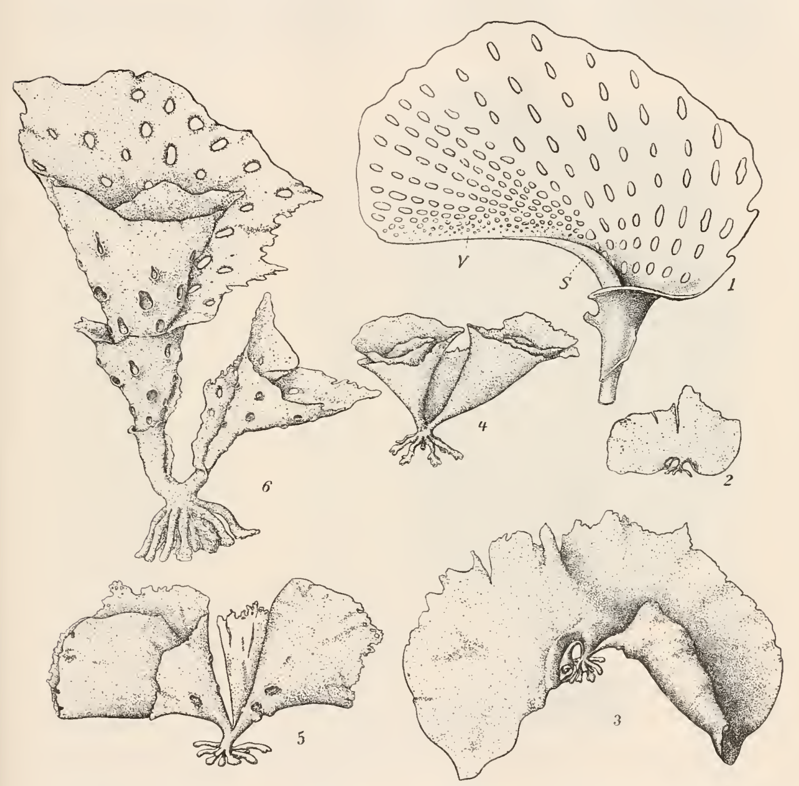


Fig. 412. *Thalassiophyllum Chlathrus* n. ROSENTHAL u. SETCHELL. *1* Ende eines Sprosses, abgewickelt. *2—6* Keimlinge in verschiedenen Altersstufen. *v* Wachstumszone, *s* Sproßende.

schließlich. Die Trichter oder Düten vergrößern sich immer mehr, es entstehen im Laube Löcher, und so entwickeln sich Stufen wie Fig. 412, *5* u. *6*, die ohne weiteres zu den erwachsenen Pflanzen hinüberleiten.

Auch bei den Keimlingen von Macrocystis wird das Hauptgewicht auf das Wachstum der Ränder gelegt, sie verdicken sich ja, um nun die Fahnen zu liefern, die freilich nicht eingerollt werden. SETCHELL hat aber gewiß recht, wenn er auf Beziehungen zu anderen Gattungen hinweist, die schließlich auf zerschlitzte Laminarien (digitata, Cloustoni u. a.) deuten.

Eisenia, in seiner Entwicklung von SETCHELL beschrieben, gehört sicher in unsere Gruppe. Die Spreite der Keimpflanze wird wiederum zerstört, aus der Basis zu beiden Seiten des Stieles gehen blattartige Bildungen hervor, die SETCHELL im einzelnen beschreibt; auf ihn muß ich verweisen.

Der genannte Autor zieht auch Agarum auf Grund der von ihm beobachteten Jugendformen hierher. Wie der Übergang aus diesen zu den erwachsenen Pflanzen erfolge, ist mir nicht ganz klar geworden. Agarum Turneri hat bei einer Höhe von 1 m im Maximum im erwachsenen Zustande den Habitus breiter Laminarien, doch pflegt (Fig. 413) der Stiel sehr kurz zu sein. Eine

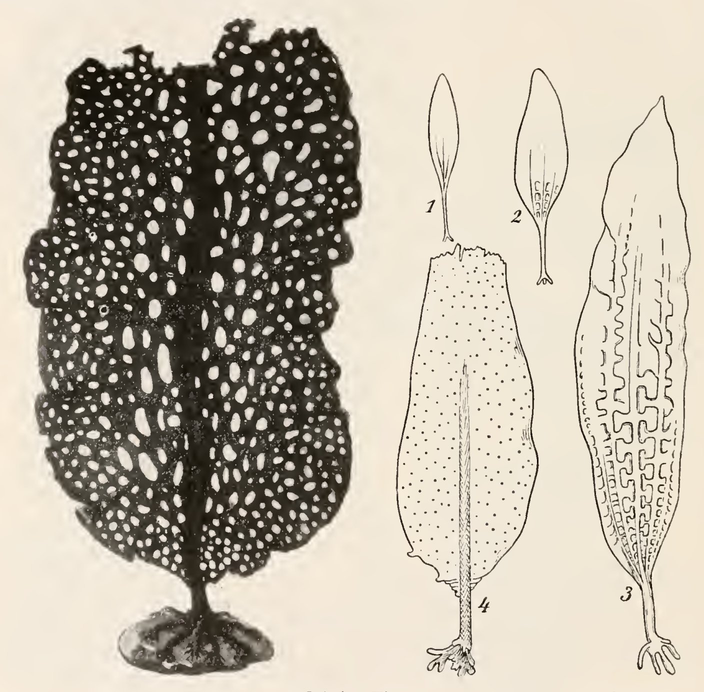


Fig. 413. *Agarum Turneri* Orig. Fig. 414 n. YENDO. *1—3* Keimlinge von *Costaria*. *4* ders. von *Undaria*.

Mittelrippe durchzieht die ganze Laubfläche der Länge nach. Das Auffälligste an der Pflanze aber ist die Durchlöcherung des Thallus mit Öffnungen, welche wohl 1 cm und mehr erreichen mögen. Wir werden unten noch sehen, daß es sich bei der Lochbildung um eine partielle Zerstörung des Gewebes handelt.

Am Übergange des Stieles in die Spreite liegt die übliche Wachstumszone. Ein eigentlicher Laubwechsel ist nicht beobachtet, HUMPHREY schließt aber aus der gedrängten Stellung der Löcher an der Laubbasis und der Neubildung derselben am gleichen Orte, daß ein kontinuierlicher, interkalarer Zuwachs für Agarum gegeben sei.

Mit einigen Bedenken erwähne ich noch Phyllogigas, einen Tang, dem SKOTTSBERG wegen seiner gewaltigen Laubflächen diesen Namen gab. Die Keim-

linge haben eine Spreite und an deren Basis bzw. am Stiel seitliche Blattflächen. Die primäre Spreite geht bald zugrunde, die Seitenorgane aber entwickeln sich ganz erheblich.

δ) Alaria-Gruppe (Costatae).

Schon bei manchen Laminarien vom Wuchs der L. saccharina weicht die Mitte der Laubfläche von den seitlichen Teilen ein wenig ab; z. B. bleibt bei L. gyrata nach Kjellman ein mittlerer Längsstreifen frei von Sori, bei japanischen Laminarien hebt sich ein Mittelstück in der Spreite deutlich ab, es kann sich nach einer Seite vorwölben usw. (Yendo). Sie vermitteln, wie mir scheint, den Übergang zu Cymathere und Costaria, bei welchen mehrere Längsrippen gebildet werden. Yendo schildert die Entwicklung von Costaria. (Fig. 414, *1*—*3*). Die Keimlinge erhalten erst eine Mittelrippe, dann zwei seitliche, und diesen können weitere folgen. Die Rippen stellen Verdikkungen dar, welche teils nach der einen, teils nach der anderen Seite der Laubfläche vorragen. Zwischen den Rippen wächst die Fläche besonders stark, und da erstere sich nicht mehr strecken, kommen die Wellungen zustande, welche Fig. 414, *3* wiedergibt. Die Pflanzen behalten im wesentlichen die Laminaria-Umrisse bei, nur im Alter wächst die Basis des Laubes derart, daß ein herzförmiges Gebilde entsteht. Die Pflanzen sind in Japan Ende Dezember 10—15 cm hoch, im April des nächsten Jahres 1,5 m. Über einen Laubwechsel finde ich nichts.



Fig. 415. *1 Alaria oblonga* n. Kjellman, verkleinert. *2 Alaria* n. Rasmussen im Laubwechsel.

Die hier in Mehrzahl gegebenen Rippen konzentrieren sich bei anderen Gattungen gleichsam auf eine mittlere, die dann besonders gut ausgebildet wird (Fig. 414, *4*).

Alaria, von Yendo monographisch bearbeitet, wird bis zu 25 m lang (Frye). Auf mäßig langem Stiel trägt sie eine Endlamina, welche an sich zart ist, aber von einer äußerst kräftigen Mittelrippe durchzogen wird. (Fig. 415). Am oberen Ende des Stieles brechen aus den beiden Flanken meist dicke, mäßig breite zungenförmige Seitensprosse hervor, welche die Sporangien tragen (Sporophylle). So die erwachsenen Pflanzen. Die Jugendstadien, welche im Januar—Februar entstehen, gleichen denen der Laminarien, sie erhalten aber bald eine Mittelrippe, und vom Juni—Juli an erscheinen die Sporophylle, welche im November—Dezember fruchten. Im Winter wird das Laub zerschlagen und zerschlitzt, etwa wie ein Musablatt, und schließlich schwindet alles, was Spreite heißt. Die Wachstumszone aber bleibt erhalten, und schon im Januar oder Februar beginnt in ihr eine energischere Tätigkeit, welche bis zum Frühjahr eine neue Spreite schafft. Hand in Hand mit der Ausbildung der Laubfläche geht die Entstehung neuer Sporophylle über den alten. Letztere brechen erst ziemlich spät ab und hinterlassen nur eine kleine Narbe. Wenn die neuen Sporophylle ihre

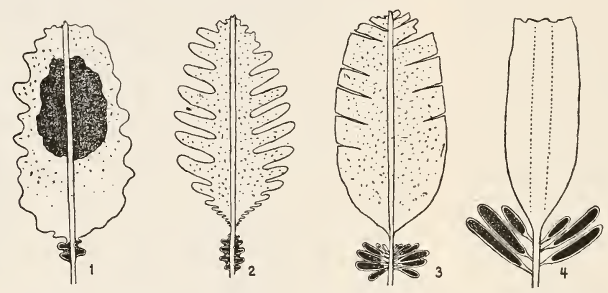


Fig 415a n. Yendo. *Hirome. 2 Undaria. 3 Alaria. 4 Pterygophora.*

Zoosporen gebildet und entleert haben, stirbt nach Yendo die ganze Pflanze ab; danach sind auch die Alarien wenigstens in Japan zweijährig.

Die Sporangien bilden sich auf den Sporophyllen von Alaria esculenta nach Kjellman im nördlichen Norwegen während des Juli und August. Doch gibt er für andere Arten auch andere Daten, z. B. produzierte Al. grandifolia sowohl im Januar—Dezember, als auch im Juli—September vor Spitzbergen Sporangien. Letzteres ist kaum befremdlich, da die Sporophylle weit länger erhalten bleiben als die assimilierende Laubfläche. Auch nach Entfernung der letzteren funktionieren die meistens sehr dicken Organe weiter, weil sie reichlich Reservestoffe enthalten.

Weder Kjellman noch andere nordische Forscher sagen etwas von zweijährigen Alaria-Arten. So gilt dasselbe was wir oben bezüglich der Laminaria sagten. Rasmussen schildert in Übereinstimmung mit älteren Angaben von Areschoug und Wille den Laubwechsel der Alarien ganz ähnlich wie Yendo und gibt die in Fig. 415, *2* reproduzierte Abbildungen. Da Phillips und Börgesen aber Zweifel bezüglich der Periodizität äußern, ist erneute Prüfung nötig.

Den Alarien reiht sich die Gattung Undaria (Ulopteryx) an. Das fiederteilige Laub hat eine Mittelrippe, der Stiel produziert auf seinen Kanten stark gewellte, flügelartige Verbreiterungen, welche die Sporangien tragen. Die Keim-

linge (Fig. 414, *4*) lassen schon sehr zeitig die Mittelrippe erkennen, sie nimmt ihren Anfang in der Wachstumszone und dehnt sich dann gegen die Spitze hin aus. Alaria verhält sich ganz ähnlich.

Sodann gehört auch Pterygophora, von RUPRECHT beschrieben, von MC MILLAN genauer studiert, hierher. Das Ganze gleicht scheinbar einem riesigen, unpaarig gefiederten Blatte, bei welchem die Endfieder nicht größer ist als die Seitenfiedern. Tatsächlich liegt ein Alaria-artiges Gebilde vor, bei welchem die gerippte Endlamina relativ klein, die Sporophylle groß (so groß wie die Lamina) sind. Die Jugendstufen gleichen den Laminarien fast auf ein Haar.

Die Abbildungen der Fig. 415 *a* zeigen, wie sich YENDO die phylogenetische Entwicklung der Alarien denkt. Hirome trägt die Sporangien sowohl auf der Spreite als auf welligen Auswüchsen an der Spreitenbasis. Undaria hat sie ganz auf solche verlegt. Alaria und Pterygophora bilden spezifische Sporophylle am gleichen Ort.

Eine eigenartige Gattung dürfte Lessoniopsis sein. Sie wurde von MC MILLAN, GRIGGS und REINKE studiert. Die Angaben stimmen nicht ganz überein. Die Jugendstadien gleichen den Laminarien, es entsteht aber eine Mittelrippe. Spaltungen der Länge nach, welche in dieser vollzogen werden, bedingen Verzweigung und Laubbildung. Die Flachsprosse sind bei ihrer Entstehung unsymmetrisch, die Rippe liegt naturgemäß zunächst einseitig, es findet aber bald eine Ergänzung statt, die verlorene Hälfte wird ersetzt. Ist das geschehen, beginnt neue Längsspaltung in der Rippe u. s. f. Die Autoren beschreiben besondere Fruchtsprosse. Diese sind bei erheblicher Größe flach und ohne Mittelrippe. Nach GRIGGS entstehen sie als Auswüchse aus dem noch wachstumsfähigen Stiel der steril blühenden Blätter. Das erinnert dermaßen an Alaria, daß ich die Pflanze hier erwähne. Es wäre nicht ausgeschlossen, daß man sie wegen der Längsspaltungen in der Spreite zu den Lessonien stellen muß.

Ist Macrocystis die höchstentwickelte Gattung unter den Spaltlaminarien, so stellt Egregia das Endglied der Costata-Reihe dar. Sie wird durch Alaria, aber auch fast nur durch diese, unschwer verständlich. ARESCHOUG und RUPRECHT beschrieben die erwachsene Pflanze. SETCHELL und RAMALAY lieferten einige Notizen. REINKE beschrieb den ganzen Aufbau, aber erst durch GRIGGS wurden mancherlei Zweifel im einzelnen behoben, weil er die Keimlinge genauer bearbeitete.

Der erwachsene Tang besitzt verzweigte Langtriebe, welche an der Basis gerundet, im übrigen aber bandartig abgeflacht sind. Die bis 10 m langen Bänder tragen an den Kanten zahllose Kurztriebe (Fig. 416, *4*), von denen die Mehrzahl flach zungenförmig ist und allein der Assimilation dient. Eine Anzahl von den letzteren schwillt an seiner Basis zu großen Schwimmblasen auf (Fig. 416, *4*). Außerdem kommen, soweit ich sehe, in anderen Regionen der Langtriebe fädig verzweigte Sprosse auf den Kanten vor, über deren Funktion sich vorläufig kaum ein Forscher im Reinen ist. Schließlich sind, auch kantenständig, besondere Sporophylle gegeben, welche gerippt sind und die Sporangien zwischen den Rippen tragen.

Die jüngsten Keimlinge sind wieder nach bekanntem Typus gebaut (Fig. 416, *1*). Die ursprünglich glatte Laubfläche wird später wellig-runzelig; an den Rändern derselben sprossen zahlreiche flache zungenförmige Triebe hervor, ebenso liefert der Stiel aus seinen Kanten eine große Menge von Seitenorganen. Diejenigen der Spreite sind gleichartig, flach, die am Stiel

differenzieren sich in die oben angegebenen Formen. Die Spreite der Keimpflanze erreicht nur eine mäßige Länge, dadurch aber, daß die interkalare Wachstumszone andauernd tätig ist, wird der Stiel fast ins Ungemessene



Fig. 416. *Egregia Merziesii* n. REINKE und FALLIS. *1* Keimpflanze. *2* unteres, *3* oberes Ende eines älteren Langtriebes. *4* ganze Pflanze. *h* Hafter, *s* die teilungsfähigen Zone, *f* Laubfläche.

verlängert und liefert demgemäß zahllose Kurztriebe. Schließlich wird die Spreite der jungen Pflanze wie auch die interkalare Wachstumszone durch die Wellen zerrissen, und es bleibt nur der Stiel mit den Seitenorganen übrig. Solche Stufe ist in Fig. 416, *4* wiedergegeben. An dieser sieht man auch unten die Entstehung der Seitensprosse, die zu Langtrieben werden. Solche treten schon zeitig an den Keimlingen auf (Fig. 416, *1*). Einzelne Seitenorgane stellen ihr Wachstum nicht ein, sondern sie bilden an der Grenze zwischen der Spreite und dem Stiel eine Wachstumszone, und diese arbeitet nun genau so, wie wir es für die Keimpflanzen beschrieben haben.

Die Egregia ist also eine Alaria, bei welcher die Spreite schwand, während der Stiel mit den Seitentrieben gewaltig entwickelt wurde.

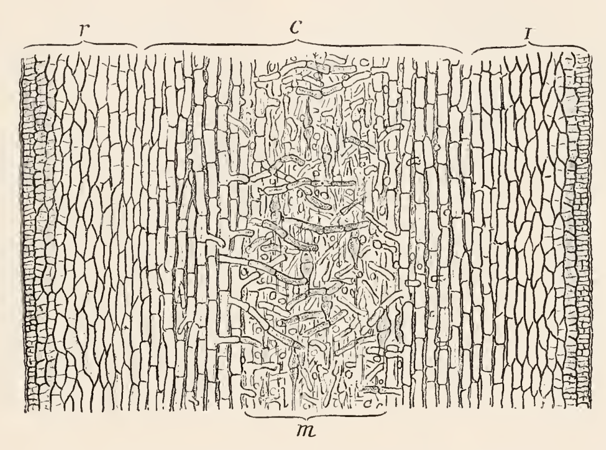


Fig. 417. Präp. Gruber. Längsschnitt durch den Stiel eines *Laminaria*-Keimlings (ca. 20 cm hoch). *r* Rinde, *c* Zentralkörper, *m* Mark.

++ Gewebe.

Der histologische Aufbau der Laminariaceen ist ein ziemlich komplizierter. Seit Kützing, Ruprecht, Schultz u. a. ist er von Reinke, Grabendörfer, Wille, Will, Rosenthal, Humphrey, Setchell, Mc Millan, Guignard, Sykes und Yendo studiert und in seinen wesentlichen Zügen klargelegt worden. Manche Unklarheiten beseitigte das Studium der Keimpflanzen durch Yendo und besonders durch Killian. Ganz unmöglich ist es gerade hier, alle die zahlreichen Einzelangaben zu diskutieren und zu erörtern, wie weit sie übereinstimmen und wie weit nicht. Ich glaube das Wichtigste richtig zusammengestellt zu haben, nachdem ich manches noch an Präparaten Ed. Grubers revidiert hatte. Auch Killians Präparate habe ich gesehen. Die physiologische Nomenklatur, welche Wille einzuführen versuchte, vermag ich nicht anzuwenden. Bezüglich der Phaeophyceen scheinen mir besondere Bedenken vorzuliegen, haben doch z. B. die sogenannten Hyphen überall den gleichen Ursprung, aber nicht die gleiche Funktion.

Bei allen Gattungen stimmt der innere Bau in den Hauptzügen überein. Etwas abweichend von anderen Autoren unterscheiden wir zunächst Rinde und Zentralkörper. Die Rinde besteht aus annähernd isodiametrischen Zellen, der Zentralkörper dagegen baut sich aus zwar verschiedenen, aber doch immer langgestreckten Zellen auf; unter diesen fallen die mittleren durch unregelmäßigen Verlauf, Auflockerung usw. auf, wir nennen sie Mark (Füllgewebe). Fig. 417 oder 421 geben ungefähr ein Bild von diesen Verhältnissen, zeigen aber auch, daß eine scharfe Scheidung zwischen den Gewebekomplexen nicht zu treffen ist; das ist deshalb unmöglich, weil Rindenelemente sich im Laufe der Entwicklung zu Zentralkörpergewebe umwandeln.

Betrachten wir die Dinge etwas eingehender, so gibt uns ein Längsschnitt durch die wachsende Zone, etwa von Macrocystis (Fig. 418, *1—5*), wohl die beste Auskunft.

Die Rinde enthält in ihren äußersten Zellen zahlreiche Chromatophoren, und daraufhin könnte man sie mit WILLE als Assimilationsgewebe bezeichnen, allein das ist deshalb kaum ratsam, weil eben diese Rinde auch als Meristem tätig ist. Von ihr geht nämlich fast alle Vermehrung der Zellelemente und damit auch ein eventuelles Dickenwachstum aus.

In der äußersten epidermisähnlichen Zellage treten (Fig. 418, *1*) zahlreiche tangentiale und, mehr oder weniger reichlich, auch radiale Teilungen auf. So werden den alten neue Elemente angefügt, und diese vergrößern sich in dem Maße, als sie nach innen rücken.

Zunächst besteht die Vergrößerung in allseitigem Wachstum, später aber beginnen die Rindenzellen sich in die Länge zu strecken und werden damit zu Elementen des Zentralkörpers (Fig. 418, *2*, *3*). Letztere erhalten jedoch gegen die Mitte hin wiederum ein differentes Aussehen. Ihre Wände erscheinen erheblich verdickt, sodann treten dünne, unverdickte Querwände auf (Fig. 418, *3*) und weiterhin verfolgen wir, wie die gestreckten Zellen sich in ihren Längswänden allmählich voneinander lösen. Das geschieht durch Verquellung und Verschleimung der Mittellamellen. Schließlich entsteht soviel Schleim, daß die gestreckten Zellen weit voneinander entfernt sind (Fig. 418, *4*, *5*). Solche Gewebeelemente bilden dann das Mark.

Die längsverlaufenden Markzellen liegen aber nicht isoliert, sie sind vielmehr durch Querfäden (Fig. 418, *5 vbf.*) miteinander verbunden. Wie diese entstehen, erzählen wir unten, bemerken aber hier, daß jene Verbindungsfäden sich ziemlich weitgehend auch durch Querteilungen verlängern können. So sind sie imstande, die Verbindung aufrecht zu erhalten, auch wenn die Längsfäden weit voneinander abrücken.

Im Mark kommt aber noch ein anderes Gewebeelement hinzu, nämlich die seit REINKE als Hyphen bezeichneten Gebilde. Wenn die Markzellen durch Schleim getrennt werden, bemerkt man auch bald, daß beliebige Stellen (Fig. 418, *5*, *6 hy*) ihrer Wandung sich vorwölben und zu langen Fäden auswachsen, welche durch Querwände gegliedert sind. Diese Hyphen richten sich vielfach quer, verschmähen aber einen Längsverlauf keineswegs. Unter starker Verzweigung durchwuchern sie vielfach die ganzen Schleimmassen und schließen damit die Markzellen in ein mehr oder weniger dichtes Geflecht ein, oft so dicht, daß alles pseudoparenchymatisch erscheint. Da auch Markzellen und Querverbindungen nicht überall einen geraden Verlauf beibehalten, sondern häufig ganz unregelmäßig gekrümmt und verbogen werden, präsentiert sich nicht selten das Mark als ein fast unentwirrbarer Knäuel von Fäden (Fig. 418, *7*). In diesem sind die in der Entwicklung durchaus verschiedenen Elemente kaum noch unterscheidbar, das gilt zumal

für Markzellen (Längsfäden) und Querverbindungen. Die Hyphen kennt man noch einigermaßen heraus, weil sie dünnere Wände haben und auch mehrfach quergeteilt sind.

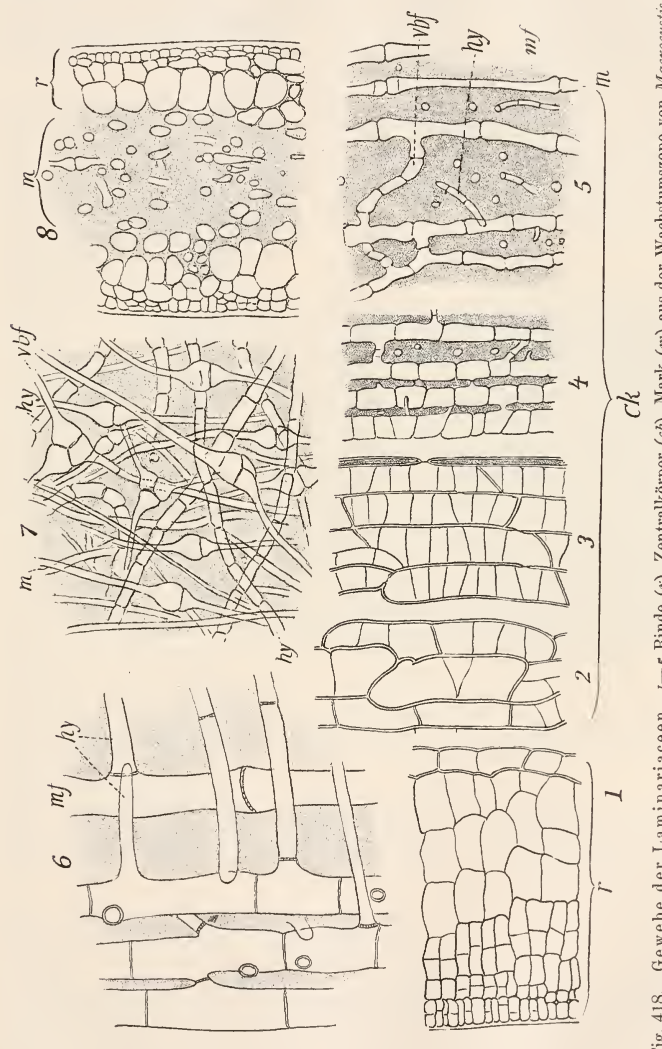


Fig. 418. Gewebe der Laminariaceen. *1—5* Rinde (*r*), Zentralkörper (*ck*), Mark (*m*) aus der Wachstumszone von *Macrocystis*; dargestellt in Stücken eines mittleren Längsschnittes n. Rosenthal. *6* Radialschnitt durch das Mark von *Alaria* n. Wille. *7* Längsschnitt durch das Mark von *Laminaria*; Präp. Gruber. *8* Querschnitt durch das Laub von *Laminaria sacharina* n. Wille. *m* Mark, *r* Rinde, *mf* Markfäden, *vbf* Verbindungsfäden, *hy* Hyphen.

Die Ähnlichkeit der Längs- und Querfäden hat seinen Grund in dem Umstande, daß sie ihr Wachstum einstellen, während das ganze Organ in

Länge und Breite zunimmt. Dadurch sind Dehnungen und Zerrungen unvermeidlich. Diesem folgen die Längswände, das Lumen der Zellen wird erheblich verkleinert, die Querwände aber leisten Widerstand, und über oder unter ihnen sind dann die Zellen wie aufgeblasen (Fig. 418, *7*). Das sind die „trumpet-hyphae" der Amerikaner. So zutreffend der Ausdruck in seiner ersten Hälfte ist, so wenig paßt er in der zweiten, denn die Hyphen dürften am wenigsten solche Umwandlung erfahren.

Das Geschilderte ist im wesentlichen der Bau der wachsenden Zone. Im Spreitenteil kehrt alles in etwas vereinfachter Form wieder. Der feste dickwandige Teil des Zentralkörpers, wie ihn die in Fig. 418, *2* u. *3* gezeichneten Komplexe repräsentieren, ist gewöhnlich nicht entwickelt, man bemerkt nur Rinde und Mark (Fig. 418, *8*). Die Markzellen samt ihren Verbindungsfäden sind besonders parallel zur Laubfläche weit auseinander gezerrt und durch Schleim getrennt. Hyphen treten nur in geringem Umfange auf. Auch alle inneren Zellen führen noch Chromatophoren. Die Rinde pflegt nur aus wenigen Zellagen zu bestehen (Fig. 418, *8*), ja in dünnen Spreiten findet sich beiderseits nur eine Lage kleiner epidermisähnlicher Zellen und darunter eine einzige großzellige Rindenschicht.

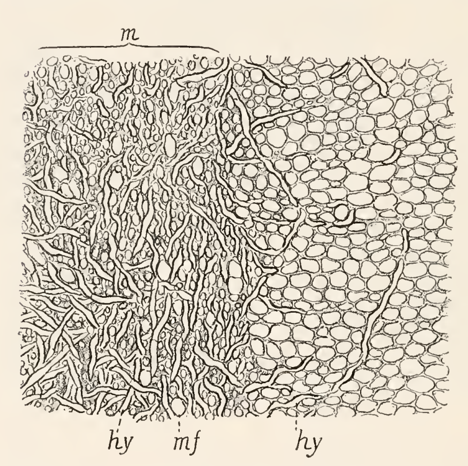


Fig. 419. Präp. Gruber. Stück des Querschnittes aus dem Stiel einer jungen *Laminaria*. *m* Mark. *mf* Markfäden, *hy* Hyphen.

Der Stiel ist naturgemäß fester gebaut, alle Elemente drängen sich in ihm dicht zusammen (Fig. 421, *A*), im übrigen ist in ihm alles das wiederzufinden, was wir soeben erwähnten. Fig. 417 läßt das erkennen, ebenso Fig. 419. Im Zentrum des Ganzen erkennt man die Markfäden (*mf*) umflochten und verwoben durch zahllose Hyphen (*hy*). Diese dringen auch vereinzelt zwischen das feste, ziemlich dickwandige Gewebe ein. Das Rindengewebe, welches dieses umgibt, ist meist sehr stark entwickelt, wie Fig. 421 zeigt.

Die Entstehung der eben besprochenen Gewebe schildert uns in erster Linie Killian. Die einschichtige Spreite der Laminaria-Keimlinge wird durch Teilungen parallel zur Fläche erst zwei-, dann drei-, dann vierschichtig. Aus Fig. 420, *1* sind die Teilungsfolgen unschwer abzulesen. Die Angaben Yendos bezüglich der Costaria weichen in diesem Punkt von denen Killians etwas ab. (s. auch Sauvageau). Überall aber entsteht eine kleinzellige Rinde, welche zunächst zwei Schichten größerer Elemente einschließt. Diese letzteren vermehren sich unter Mitwirkung der Rinde und so ist der Übergang zu dem Schnitt durch das fertige Laub (Fig. 418, *8*) gegeben.

Der Stiel zeigt zunächst auch nur eine kleinzellige Rindenschicht und wenige längere Zellen im Innern, diese vermehren sich langsam, und wenn

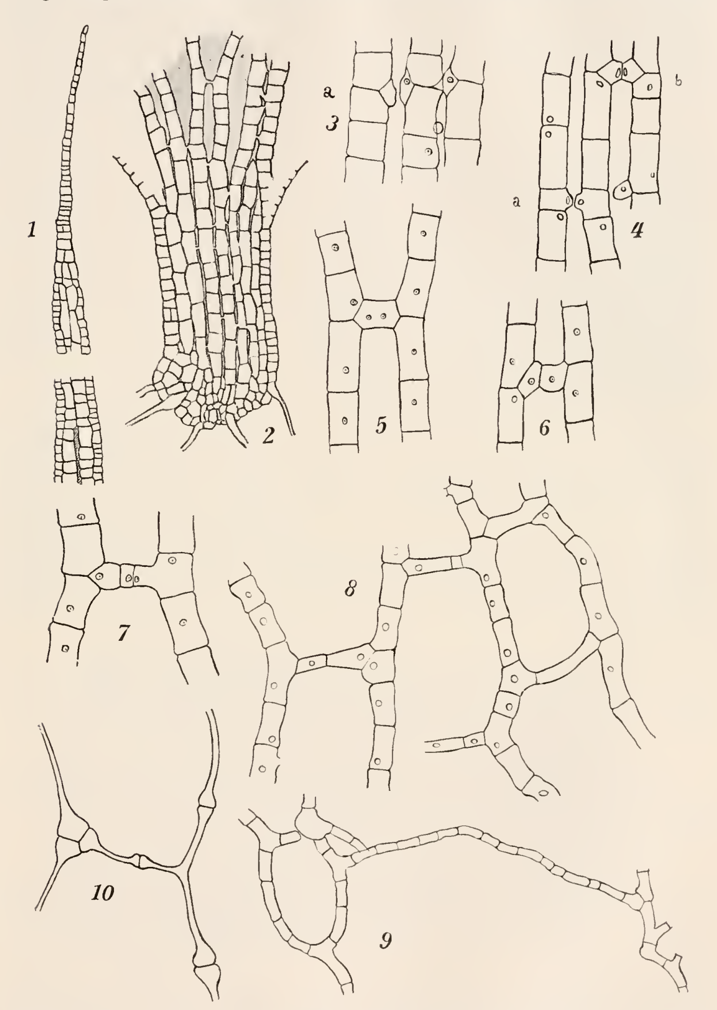


Fig. 420. *Laminaria digitata* n. KILLIAN. *1* Längsschnitt durch die Spitze eines Keimlings. *2* Flächenschnitt durch Stamm und Blattbasis eines Keimlings von ca. 2 mm Länge. *3—7* Entstehung der Querverbindungen im Keimling. *8—9* Die weitere Entwicklung der Querverbindungen im Keim. *10* Die Deformation der Querverbindungen im Blatte.

dann 8—10 Elemente auf den Durchmesser gegeben sind (Fig. 420, *2*), beginnt die Erscheinung, welche dem Zentralkörper das Gepräge gibt: Die

Längszellen weichen auseinander, die Zwischenräume füllen sich durch Verquellung der Mittellamelle usw. mit Schleim. Die Trennung greift auf die Laubfläche über und in dieser werden die Markzellen naturgemäß viel weiter auseinander gezerrt. (Fig. 420, *2*). Jedoch bleibt immer eine Verbindung zwischen den Längszellen bestehen. Rücken sie wenig auseinander, so genügen die von Anfang an vorhandenen Tüpfel, sie werden in ihren Kanälen einfach ein wenig auseinander gezogen. Wo die Entfernung größer wird, treten die langen Querfäden (Verbindungsfäden) in ihre Rechte. Die Längszellen schneiden durch schräg gestellte Wände meist an ihrem oberen Ende kleine Zellen ab, welche bald durch Verschiebung die in Fig. 420, *3*, *4* wiedergegebene Form annehmen. Die Zwickel stehen einander gegenüber, sie entsenden Fortsätze, die sich berühren und dann die Trennungswand auflösen (Fig. 420, *4*, *5*). Später treten Querwände auf, welche die vereinigten Zellen wieder trennen (Fig. 420, *6*), bald darauf strecken sich die Querstränge und in dem Maße, als dies geschieht, setzt in ihnen Querteilung ein. Die Entwicklung ist aus Fig. 420, *6* ff. ohne viel Worte zu erkennen. Die Teilungsfähigkeit erlischt aber schließlich, die Dehnung geht weiter und dann kommen Trompetenformen (Fig. 420, *10*) zustande, die wir schon oben erwähnten. Die gedehnten Wände erfahren meist noch starke Verdickung.

Im Laub der Keimlinge bilden die Längs- und Verbindungsfäden schließlich ein weitmaschiges Netzwerk, das nach Aufhellung des Ganzen leicht sichtbar wird. Was „längs", was „quer" sei, ist nur noch zu erraten, weil infolge des Flächenwachstums der Spreite alles verzerrt ist. Im Stiel gehen die Verschiebungen nicht ganz so weit, dafür machen sich in ihnen die Hyphen umsomehr bemerkbar. Sie treten in Laub und Stiel ziemlich spät auf — und das erleichtert die Erkennung der Tatsachen. Im letzteren durchwuchern sie dann wie Pilzfäden alle Räume zwischen den Längs- und Querzellen und führen damit die in Fig. 417 u. 419 wie auch die in Fig. 418, *7* gezeichnete und oben bereits erwähnte Anordnung herbei.

Durch KILLIANS Befunde werden Einzelangaben von THURET, MC MILLAN, HUMPHREY, REINKE u. a. leicht verständlich. Nach Angaben von WILLE, SETTCHEL, SYKES können vielleicht auch ältere Hyphen Verbindungen eingehen. Sicheres scheint mir aber nicht erwiesen zu sein.

Mit dem Gesagten sind zwar junge und mittelalte Pflanzen verständlich, nicht aber die Stämme von gewaltiger Dicke, von welchen wir oben sprachen. Diese verdanken ihr Dasein einem sekundären Dickenwachstum.

Halten wir uns zunächst an die Laminarien selber, so ist hervorzuheben, daß infolge des Dickenwachstums zunächst das Mark an Umfang zunimmt. Schon auf jungen Stufen hat es ungefähr den in Fig. 421 *a* wiedergegebenen Umriß, und diesen behält es im wesentlichen bei, sein Durchmesser aber nimmt zu und kann auf 1 cm etwa heraufgehen. Alles das erfolgt auf Kosten der dickwandigen Zellen des festen Zentralkörpers, indem diese sich in bekannter Weise isolieren usw. Ganz bedeutend stärker aber als die Markzellen werden die dicken Zellen vermehrt; ja auf der Zunahme des Gewebes, welches sie zusammensetzen, beruht in der Hauptsache die Umfangszunahme der Laminariaceenstämme (Fig. 421 *b*). Die Rinde baut eben immer neue dickwandige Zellen an die älteren an, so wie wir das oben schon schilderten; aber es sind nicht immer genau dieselben Rindenelemente, welche in solchem Sinne tätig sind.

Bei Macrocystis bleibt nach ROSENTHALS Befunden die äußerste Schicht der Rinde ständig als meristematisches Gewebe in Tätigkeit, wohl auch bei manchen anderen Laminariaceen; bei vielen aber, z. B. bei Laminaria, Thalassiophyllum, Lessonia u. a. hört in älteren Stämmen die Tätigkeit der epidermoiden Lage auf, statt dessen werden die meristematischen Funktionen Rindenzellen übertragen, welche mehr nach innen zu gelegen sind (etwa der 6.—8. Zellschicht von außen gerechnet). Diese funktionieren genau in derselben Weise wie die ursprünglichen peripheren Meristemzellen, indem auch sie nach innen kompaktes Gewebe dem Zentralkörper hinzufügen. Die außerhalb der fraglichen Zone gelegenen peripheren Zellen sterben vielfach unter Bräunung ihres Inhaltes und ihrer Membranen ab und werden abgestoßen.

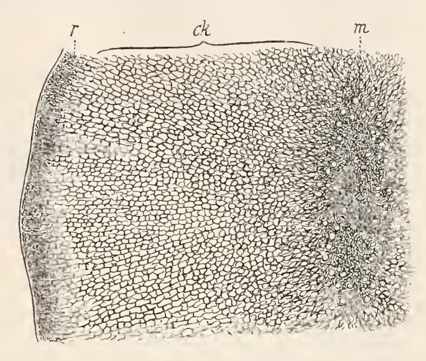


Fig. 421 a. Orig. n. Präp. GRUBER. Querschnitt durch den Stiel einer jungen *Laminaria*. *r* Rinde. *ck* Zentralkörper. *m* Mark.

Derartige stark in die Dicke wachsende Algenstämme zeigen nun nicht selten auf dem Querschnitt eine Schichtung resp. Ringbildung (Fig. 421 *B*), die wir bereits mehrfach erwähnten. Das Mark wird umgeben von acht, zehn, zwölf und mehr konzentrischen, verschieden hellen Ringen. Sie kommen bei Laminaria ganz ähnlich wie Jahresringe dadurch zustande, daß gewisse Zellen des Zentralkörpers ein etwas kleineres Lumen haben als die Nachbarn; bei Thalassiophyllum bedingen nach RUPRECHT und ROSENTHAL Einlagerungen brauner Substanzen in bestimmte Zellen die Zeichnung; bei Lessonia scheinen nach MC MILLAN die Dinge wieder ähnlich zu liegen wie bei Laminaria usw.

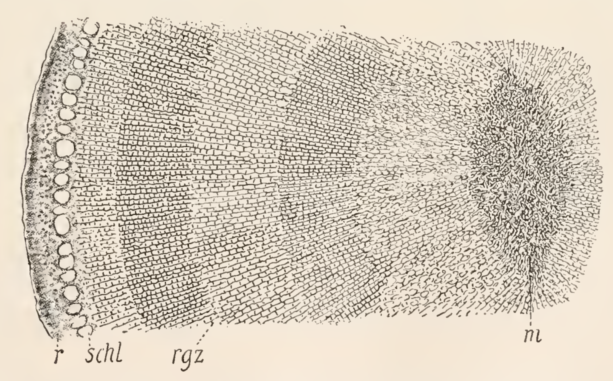


Fig. 421 b. Orig. n. Präp. GRUBER. Querschnitt durch den Stiel einer älteren *Laminaria*. *r* Rinde. *schl* Schleimgänge. *rgz* Ringzone. *m* Mark.

Solche Bildungen, über welche nicht wenige der auf S. 153 erwähnten Autoren berichten, als Jahresringe zu betrachten, welche dem Laubwechsel oder wenigstens den Wachstumsperioden entsprechen, liegt ja nahe. Wir sagten aber schon, daß SKOTTSBERG die Frage verneint, und für andere Algen liegt nirgends ein entscheidender Beweis vor. Vielleicht sind die Ringe auch nicht immer gleichartig, z. B. könnten wohl die Zonen bei Alaria, und die Schichtungen bei jungen Lessonien (WILLE, HARVEY, YENDO) etwas ganz Verschiedenes sein.

Siebzellen. Das Aussehen des oben beschriebenen Markes hängt wesentlich von der Menge der Hyphen ab, welche dasselbe durchsetzen. Wir sahen schon, daß dieselben im flachen Teil des Sprosses meist zurücktreten, im Stiel resp. Stamm dagegen meist ungemein reichlich gebildet werden. Doch gilt diese Regel nicht allgemein; z. B. hat Lessonia nach MC MILLAN im Mark relativ wenig Hyphen, und bei Alaria sind die zentralen Markzellen nach WILLE frei von solchen Fäden, erst eine das Zentrum umgebende Zone führt solche.

Für Phyllogigas und Phaeoglossum gibt SKOTTSBERG stark mit Chromatophoren versehene Hyphen an, welche wenigstens einen Teil der Markfäden umspinnen (vergl. Desmarestia).

Die Markzellen als solche treten uns in zwei Typen entgegen, die aber natürlich durch Übergänge verbunden sind. In einem Falle bilden sie zusammen mit ihren langen Querverbindungen ein nach allen Richtungen anastomosierendes, unregelmäßiges Maschenwerk; das ist der Fall in den Flachsprossen, den Stämmen der Lessonia, mancher Laminarien usw. Im zweiten Falle verlaufen die Markzellen alle der Längsachse parallel, sie erscheinen einander stark genähert, demgemäß sind die Querverbindungen sehr kurz, so z. B. bei Nereocystis nach SETCHELL, bei Alaria nach WILLE, bei Phyllaria nach SETCHELL usw. Solche Lagerungen sind wohl mit der Zug- resp. Biegungsfestigung der Organe in Zusammenhang zu bringen.

Mit den durch das Wachstum der Spreiten und Stämme bedingten Spannungen hängt die Verengerung des Lumens zusammen, die wir schon S. 156 erwähnten und nicht selten auch eine ganz erhebliche sekundäre Verdickung der gespannten Wände. MC MILLAN vergleicht die so resultierenden Gebilde mit dicken Thermometerröhren. Das ist um so zutreffender, als die fraglichen Fäden an den Querwänden erheblich weiter bleiben, ja nicht selten geradezu ausgebaucht werden (Fig. 423).

Überall sind die Querwände der Markfäden usw. siebähnlich durchbrochen und von Plasmafäden durchsetzt, daher ist der Name Siebzellen ein ganz passender. Am meisten erinnern die großen Gebilde dieser Art bei Nereocystis und Macrocystis an die Phanerogamen. Die beiden Tange besitzen das übliche Mark mit Hyphen und mäßig großen tubaförmigen Zellen (primäre Siebzellen nach Sykes), um jenes liegt konzentrisch eine Zone mit sehr großen Zellen, welche in annähernd radiären Reihen zu 6—8 geordnet sind, wir wollen sie sekundäre Siebröhren nennen. Die punktierten Zonen der Fig. 422, *1* und *2* enthalten sie. Das sind die berühmten Gebilde, welche WILL, WILLE, OLIVER, ROSENTHAL, SETCHELL, SKOTTSBERG, SYKES u. a. untersucht haben. Die letztgenannte Beobachterin findet, daß man auch bei Laminaria primäre und sekundäre Siebzellen unterscheiden könne, sie fallen weniger in die Augen, weil die Größenunterschiede nicht so bedeutend sind wie bei den vorgenannten Gattungen, die Lage ist die gleiche. Die sekundären Siebröhren entstehen ziemlich spät. Wenn das eigentliche Mark keine wesentlichen Veränderungen mehr erfährt, dann lösen sich vom festen Zentralkörper an der Grenze desselben gegen das Mark Zellen unter der üblichen Mittellamellenquellung los und werden in Hyphenmassen (*h* Fig. 422, *3* und *4*) eingebettet. Diese Elemente verlaufen bei Nereocystis

und Macrocystis (Fig. 422, *5*) fast gerade abwärts, und im Zusammenhang damit sind die Querverbindungen nur kurz. Nach ihrer Bildung dürften in diesen Teilen des Zentralkörpers keine wesentlichen Veränderungen mehr vorgehen.

Alle Siebplatten besitzen offene Verbindungskanäle, durch welche Plasmastränge hindurchziehen. In den Rindenzellen der Macrocystis, welche die Siebröhren liefern, fand ROSENTHAL und SYKES Querwände mit im Kreise gestellten Tüpfeln (Fig. 423, *3*), welche von Plasmodesmen durchsetzt sind. Die

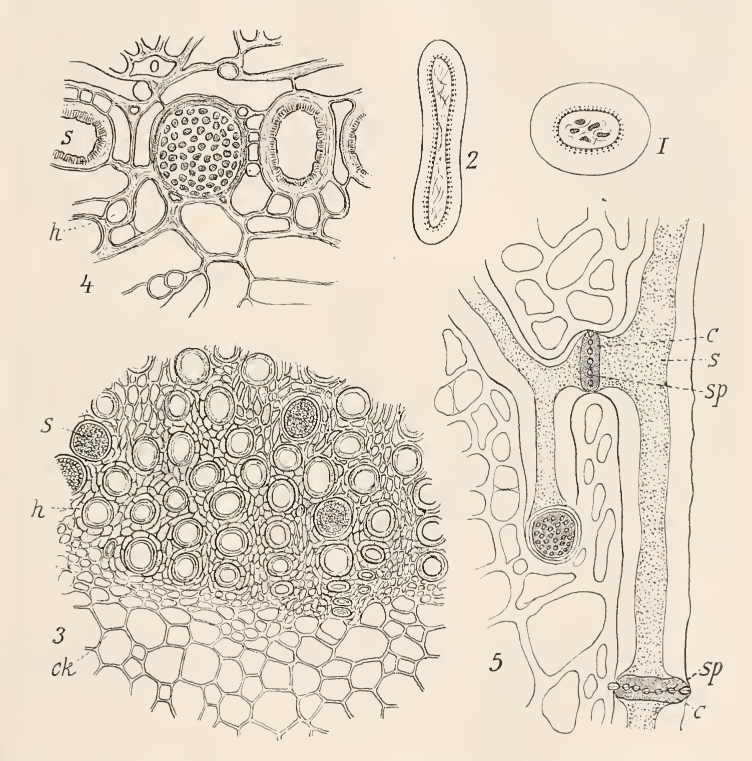


Fig. 422 n. SETCHELL, OLIVER u. WILL. *1 Nereocystis*; Querschnitt durch einen jungen Stiel. *2* Dies.; Querschnitt durch ein junges Laubstück. *3 Macrocystis;* Stück eines Stammquerschnittes mit Siebzellen. *4* Dass., stärker vergrößert. *5* Dass., im Längsschnitt. *ck* Zentralkörper, *h* Hyphen, *s* Siebzellen, *sp* Siebplatte, *c* Kallus.

Bildung der Siebplätten beginnt wohl damit, daß die Leisten zwischen den Tüpfeln weggeräumt werden. Später sind dann die jungen Siebplatten bei Macrocystis von zahlreichen Plasmafäden durchsetzt und die sie enthaltenden Poren werden gleichmäßig über die ganze Platte verteilt (Fig. 423, *2* und *4*) Man darf wohl annehmen, daß diese unter Auflösung von Teilen der Querwand gebildet werden, nachdem letztere gleichsam ausgeebnet war. Später bilden sich an Stelle eines Plasmafadens Gruppen von solchen, wie das Fig. 423, *5* in der

Fläche und Fig. 423, *8* im Längsschnitt wiedergibt. Das „wie“ ist mir nicht ganz klar geworden; es muß doch wohl jeweils eine Auflösung von Teilen der Querwand Platz greifen. Nun beginnt ein eigenartiger Vorgang: jede Fadengruppe wird von einem Röhrchen umgeben, das aus Kallusmasse besteht, und dann verschmelzen die Einzelfäden in ihm zu einem breiteren Strang (Fig. 423, *9*). So Macrocystis. Bei Laminaria ist der Vorgang ähnlich (Fig. 423, *6*, *7*), nur fehlen hier die Gruppen von Verbindungsfäden, jeder einzelne Plasmastrang, der die Siebplatte durchsetzt, wird von einem besonderen Rohr umschlossen.

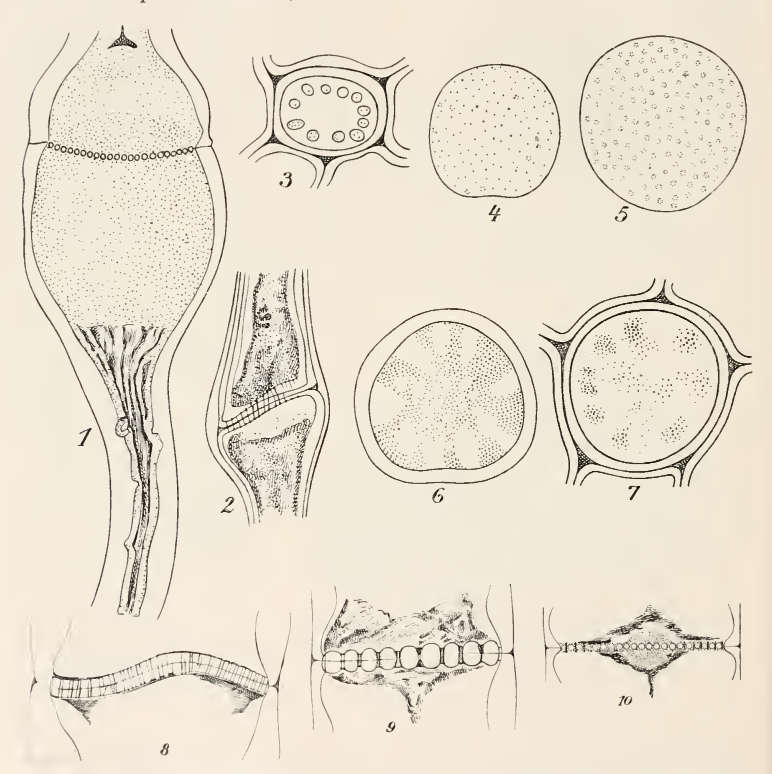


Fig. 423 n. Sykes. *1—5 Macrocystis.* *1* ältere, *2* junge Siebröhre im Längsschnitt, *3* Querwand einer Rindenzelle, *4* junge, *5* ältere Siebplatte. *6*, *7 Laminaria.* *6* ältere, *7* jüngere Siebplatte. *8—10 Macrocystis*, verschieden alte Siebplatten zum Teil mit Kallusbildung.

In diesem Stadium dürften die Siebröhren auf der Höhe ihrer Entwicklung sein, später lagert sich Kallusmasse auf der Platte ab. Das geht von den kleinen Kallusrohren aus, es erscheinen zunächst nur kleine Knöpfe über der Siebplatten-Fläche, diese vereinigen sich zu Ballen, welche aber noch nicht die ganze Platte bedecken (Fig. 423, *10*). Später freilich treten solche Massen auf wie sie die Fig. 423, *9* anzeigt. Sie ziehen sich sogar an den ganzen Längswänden hin.

Von älteren Forschern, wie auch neuerdings von SYKES, wird der Kallus als eine Modifikation der Zellulose bezeichnet, jedenfalls ist er nicht eiweissartig.

Das durch die Kallusbildung bedingte Oblitteriren der Siebröhren beginnt nach SYKES in den ältesten Teilen der Pflanze. Damit und mit dem, was wir vorher erwähnten, ist nun freilich eine auffallende Ähnlichkeit zwischen den Tangen und den höheren Pflanzen gegeben, und es ist kein Zweifel mehr, daß die großen Siebröhren der Macrocystis usw. Leitungsbahnen darstellen. Auch die Platten der dünneren Markfäden und Querverbindungen dienen gewiß dem Stofftransport; wenn aber die Längswände, wie oben erwähnt, sich bedeutend verdicken, dann spielen sie auch wohl eine Rolle für die Festigung der Pflanze im weitesten Sinne. In dieser Richtung muß vielleicht noch manches geprüft werden, z. B. gibt KJELLMAN an, daß bei Phyllaria genau an den Stellen verdickte Elemente liegen, wo bei Nereocystis die Siebröhren gebildet werden.

Die Hyphen haben ebenfalls durchbohrte und von Plasmafäden durchsetzte Querwände, da sie vielfach dünnwandig sind, bisweilen Reservestoffe und sogar gelegentlich Chromatophoren führen, kann man sie kaum als mechanische Elemente bezeichnen. Wie weit sie der Leitung, der Speicherung usw. dienen, ist mir nicht ganz klar.

Die Schwimmblasen von Macrocystis und Nereocystis entstehen durch Auseinanderweichen der Markzellen, gleichzeitig tritt Luft in dem neu gebildeten Hohlraum auf. Ein Teil der Markfäden wird zerstört, doch bleiben nach MC MILLAN und SKOTTSBERG in der Blasenwandung Siebröhren erhalten, so daß die Leitung wohl nicht unterbrochen wird. Nach SKOTTSBERG ragen isolierte Fäden in den Hohlraum der Blase hinein, nach MC MILLAN entsteht in der Blasenwand von Nereocystis — nahe deren Innenfläche — eine teilungsfähige Zellage, die wohl die zerrissenen Gewebe regeneriert. Alaria fistulosa hat eine hohle, durch Diaphragmen gekammerte Mittelrippe. Nach KIBBE folgt hier das Mark dem Wachstum der Rindenteile in der Längsrichtung nicht, es zerreißt, die Gewebe werden zerstört, aber es bleiben quer durch die Höhlungen Zellmassen übrig, welche durch Hyphen gefestigt jene Diaphragmen bilden. Auch Siebröhren unterliegen der Zerstörung, doch bleiben solche dort erhalten, wo die Lamina an die Mittelrippe grenzt.

Über den Gasdruck in den Blasen von Nereocystis gibt FRYE Auskunft. Derselbe kann geringer sein als der Atmosphärendruck, er schwankt mit der Tageszeit und ist in den Blasen der Pflanzen, welchen das Laub genommen wurde, höher als in unverletzten. In ersteren übersteigt er den normalen Barometerstand.

Die Schleimgänge der Laminariaceen, welche als anastomosierendes Kanalsystem die inneren Rindenteile durchsetzen, wurden von GUIGNARD genauer studiert, nachdem bereits WILL und ROSENTHAL Angaben darüber gemacht haben (s. auch SAUVAGEAU und GRUZEWSKA).

Ihre Anlage erfolgt in der interkalaren Wachstumszone, und zwar machen sie sich zuerst in der äußersten Rindenschicht (Fig. 424, *1*) als kleine, schleimerfüllte Spalten bemerklich. Die letzteren vergrößern sich später in dem Maße, als sie weiter in das Innere der Rinde hinein verlegt werden. Dabei ist die äußere, teilungsfähige Kortikalschicht tätig, welche, wie bereits gezeigt, immer neue Zellelemente den alten auflagert. Doch schließlich kommt die Verschiebung nach innen zum Stillstand, die Schleimgänge halten dann eine konstante Entfernung von der Peripherie ein und ein weiteres Dickenwachstum der fraglichen Laminarien wird von den Teilungsgeweben im Innern der Rinde besorgt, welche wir oben (S. 155) schilderten. Nach

Guignard liegen diese unmittelbar unter der mit Schleimgängen besetzten Rindenzone. Ob durch sie etwa schließlich eine Abstoßung der Schleimgänge und eine Neubildung an anderer Stelle erfolgt, wie man vermuten könnte, ist unbekannt.

Bei anderen Gattungen, z. B. bei Macrocystis (Skottsberg) werden mit dem fortschreitenden Dickenwachstum, wenn ich Skottsbergs Bil recht verstehe, immer neue Schleimgänge in unregelmäßiger Anordnung entwickelt.

Die Schleimgänge haben ihren größten Durchmesser im älteren Teil der Rinde, senden aber schmale Kanäle durch die jüngeren Rindenregionen

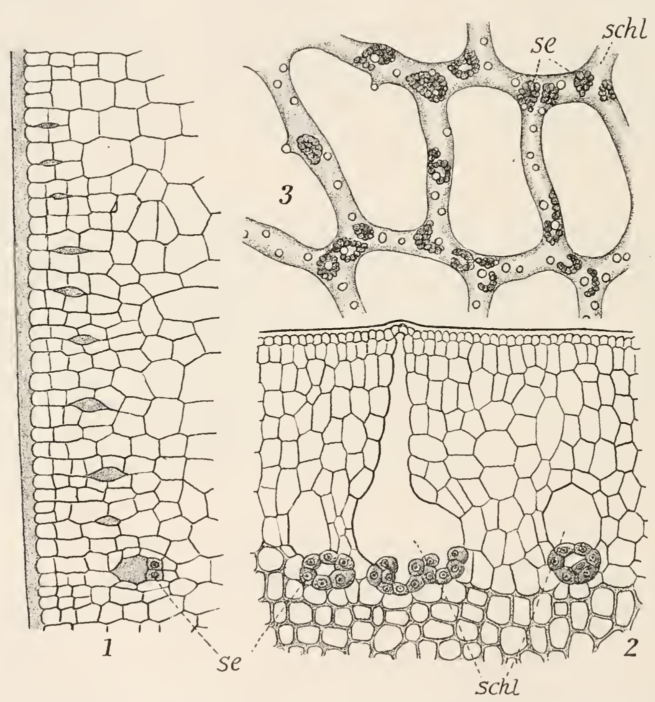


Fig. 424. Schleimgänge der *Laminaria Cloustoni* n. Guignard. *1* Längsschnitt durch die Bildungszone. *2* Querschnitt durch ältere Teile. *3* Schleimgänge von der Fläche gesehen. *schl* Schleimgänge, *se* „Sekretzellen".

bis unmittelbar unter die äußerste Schicht; diese wölbt sich (Fig. 424, *2*) sogar ein wenig vor, aber einen Ausgang vermochte bislang niemand zu finden.

Die ursprünglichen Schleimspalten sind von einander getrennt, auf älteren Stufen, wie sie in Fig. 424, *2* dargestellt wurden, ist das nur noch scheinbar der Fall. Schnitte, parallel der Oberfläche von Stiel oder Laub zeigen, daß in Fig. 424, *2* nur der Querschnitt eines zusammenhängenden Netzwerkes von Gängen (Fig. 424, *3*) vorliegt, welchem die nach außen

gerichteten engeren Kanälchen als Aussackungen aufgesetzt sind. Der Netzverband der ursprünglichen Spalten wird schon auf sehr jungen Stufen durch Spaltung der Wände zwischenliegender Zellen hergestellt.

Ebenfalls auf sehr jungen Stadien werden auf der Innenseite der Gänge (Fig. 424, *1*, *2*) Zellen mit großem Kern und körnigem Plasma gebildet, welche man vielleicht etwas voreilig als Sekretionszellen bezeichnet hat. Diese Zellen vermehren sich durch Teilung und kleiden — auf Querschnitten (Fig. 424, *2*) — die einwärts gekehrte Wand der Schleimgänge unregelmäßig aus. Längsschnitte aber zeigen (Fig. 424, *3*), daß diese Sekretionszellen nicht zusammenhängende Lagen bilden, sondern nur in mehr oder weniger weit von einander entfernten Gruppen beisammen liegen.

Skottsberg glaubt, daß bei Macrocystis die sogen. Sekretionszellen zuerst differenziert werden, die in Fig. 424, *1* gezeichneten Spalten würden dann zwischen diesen entstehen.

Der Schleim ist in kaltem Wasser löslich, und wohl zweifellos verschieden von dem Schleim der Interzellularsubstanz. Im übrigen ist über die Funktion desselben ebensowenig bekannt, wie über die Zusammensetzung. Nur einige Farb-Reaktionen werden angegeben. Die Arbeit von Gruzewska konnte ich nicht erhalten.

Schleimgänge kommen nicht allen Laminariaceen zu, in der Gattung Laminaria selber fehlen die Kanäle der L. Agardhii, maxima Kj. u. a., L. saccharina, digitata u. a. haben sie nur im Laub, nicht im Stiel, erst L. Cloustoni, nigripes, Rodriguesii, longicruris u. a. führen sie überall, mit Ausnahme der eigentlichen Bildungszone; hier werden sie ja erst sukzessive entwickelt. Für die übrigen Formen gilt bezüglich des Vorkommens ähnliches; u. a. fehlen die Schleimgänge bei Thalassiophyllum, Alaria. Wenn sie nicht immer gefunden wurden, liegt das vielleicht daran, daß sie nach Foslie oft erst an ziemlich alten Pflanzen zur Entwicklung kommen.

Für Undaria und Verwandte beschreibt Yendo Schleimdrüsen. Sie entstehen dadurch, daß eine unter der sog. Epidermis gelegene Zelle der Rinde sich stark vergrößert und durch einen nach außen gerichteten breiten Fortsatz die über ihr liegenden Zellen zerdrückt. Der in ihnen enthaltene glashelle Schleim tritt dann wohl über die Oberfläche der Pflanze hervor.

Über die chemische Beschaffenheit der Laminariamembranen weiß man folgendes: Die Schicht, welche das Zellplasma direkt umgibt, zeigt mit Chlorzinkjod blaue bis violette Färbung, dürfte also im wesentlichen aus Zellulose bestehen. Nach Grabendörfer erhält man durch obiges Reagens eine blaue und eine violette Schicht in den Zentralkörperzellen von Lessonia. Die stark verdickten Markfäden geben eine gleichmäßige Zellulosereaktion. Die Siebröhren geben in ihren Längswänden bei Macrocystis nach Skottsberg keine Zellulose-Reaktion, dagegen zeigen die Siebplatten eine solche. In dieser freilich wird die Mittellamelle nicht durch die üblichen Reagentien gefärbt. Sykes macht abweichende Angaben. An den Hyphen verneinte Skottsberg die Zellulose. Die Beobachter geben vielfach Farbenreaktionen an, die indes vorläufig kaum entscheidend sein dürften.

Die Mittellamelle und die aus ihr hervorgehenden Schleimmassen bestehen nach Wille aus einem Calciumsalze der Tangsäure, analog dem oder identisch mit dem Calciumpektat höherer Pflanzen. Ebenso dürfte auch die „Schleimcuticula" zusammengesetzt sein, jene Lamelle, welche die Rindenzellen auf der freien Außenseite überzieht.

Auf den Eigenschaften dieser letzteren Substanzen dürfte (wenigstens großenteils) einerseits die bekannte starke Schrumpfung der Laminarien beim Eintrocknen, die Fähigkeit im wasserarmen Zustande zu harten Massen

zu werden, andererseits natürlich auch die starke Quellung bei Wasserzufuhr beruhen. Ersteres wird am besten illustriert durch die Tatsache, daß die Eingeborenen Patagoniens Lessoniastammstücke, andere Völker an anderen Orten Laminariastiele als Messergriffe benutzen. — Sie stoßen den Stiel des Messers in die frische Masse und lassen sie trocknen.

Die Löcher, Risse und Spalten, welche das Laub der Laminariaceen gliedern, werden durch innere Prozesse eingeleitet und durchgeführt. Man braucht nur einmal Laminarien im Laubwechsel anzusehen, um sich davon zu überzeugen. Natürlich kann Wellenbewegung usw. den Vorgang fördern. Es handelt sich immer um Störungen im Gewebeverband, welche durch Wundverschluß beseitigt werden. Nach KILLIAN beginnt bei den Laminarien die Rißbildung damit, daß an gegenüberliegenden Stellen der Spreite eine schwache Rinne entsteht (Fig. 425 a, *1*); diese wird rasch tiefer und schmäler; damit wölbt sich die Oberhaut in die inneren Gewebe hinein. Diese letzteren beginnen zu reißen und schließlich wird auch die äußerste Zellage durchgeteilt wie in Fig. 425 a, *2* zu sehen. Die eine Fläche pflegt der anderen etwas voraufzueilen. Ist die Trennung vollzogen, so wölben sich die Rindenschichten durch vermehrtes Wachstum an ihrer Außenseite über die Wundfläche vor (Fig. 425 *a*, *3*) und schließen endlich fest zusammen. Die Markgewebe sind bei alledem nur passiv beteiligt. Nicht wesentlich anders ist die Sache bei Macrocystis. SKOTTSBERG betont besonders, daß hier der Prozeß mit Zerreißung der inneren Schichten beginne. Ich glaube eher, es greifen innere und äußere Veränderungen ineinander. In Präparaten von GRUBER sah ich etwas

1

2

3

Fig. 425 a. Spaltenbildung bei *Laminaria* n. KILLIAN.

weitergehende Zerstörungen des Gewebes als KILLIAN sie angibt. Selbst wenn diese nicht regelmäßig auftreten, führen sie hinüber zu Agarum.

Die Bildung der Löcher im Laub dieser Alge beginnt nach HUMPHREY mit der Herauswölbung eines Buckels auf einer Fläche des Blattes, dem eine Vertiefung auf der anderen entspricht (Fig. 425 *b*, *1*). Nunmehr stirbt das Gewebe im Scheitel der „Beule" ab (Fig. 425 *b*, *2*), und zwar beginnt

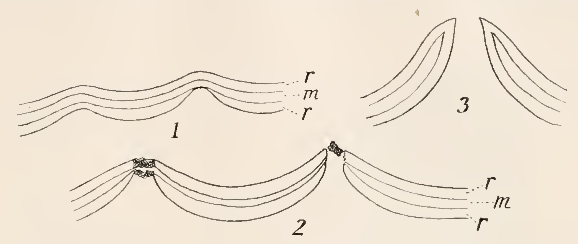


Fig. 425 b. Lochbildung bei *Agarum* n. SETCHELL.

dieser Prozeß von der Innenseite derselben her. Hand in Hand mit diesem Absterben von Zellen geht ein Wundverschluß.

Andere Tange reihen sich gewiß an den einen oder anderen Typus an, man vergleiche MC MILLAN über Nereocystis, GRABENDÖRFER über Lessonia, SETCHELL über Phyllaria. GOEBEL und REINKE erinnern an die Ähnlichkeit mit Palmblättern.

Einige Laminariaceen wie Alaria, Phyllaria, Saccorrhiza, Nereocystis, Costaria, vielleicht auch noch wenige andere Gattungen tragen auf den

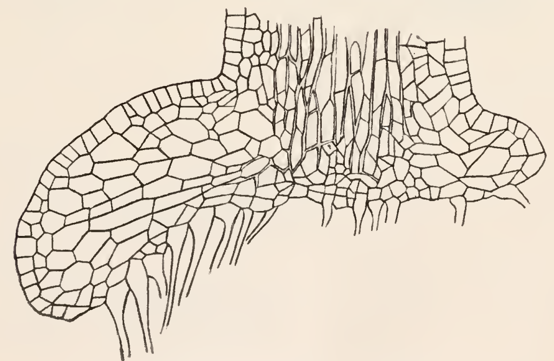


Fig. 426. Haftscheibe eines älteren Keimlings n. KILLIAN.

Laubflächen farblose Haarbüschel, welche ziemlich weitgehend an die für Hydroclathrus usw. geschilderten erinnern. Nach MURRAY, YENDO u. a. haben wir es einfach mit Aussprossungen der äußersten Rindenschicht zu tun. Bei Alaria bleiben dieselben meistens auf der Oberfläche, werden aber nach WILLE doch bisweilen in Gruben versenkt. Das ist bei Phyllaria und Saccorrhiza die Regel und erfolgt überall dadurch, daß die den Büscheln benachbarten Rindenzellen stärker wachsen als diejenigen, welche Haare tragen.

Auf älteren Alariaexemplaren schwinden die Haare nach WILLE häufig, ebenso bei Nereocystis nach SETCHELL, und nach demselben Autor-tragen, wie schon erwähnt, die interkalar nachwachsenden Teile der Lamina von Phyllaria dermatodea ebenfalls keine solchen mehr. Die Krallen (Hafter, Hapteren) haben wir in ihrer wirteligen Anordnung usw. schon auf S. 130 behandelt. Sie entstehen aus Rindenzellen des Stieles, welche ein energisches, wenn auch lokal begrenztes Wachstum entfalten. So werden zuerst kleine

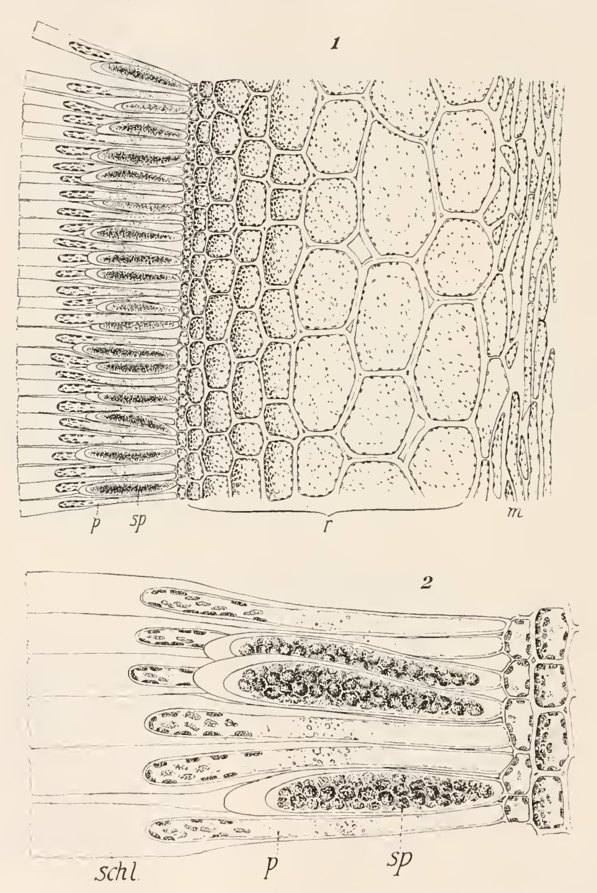


Fig. 427. Orig. KUCKUCK. Längsschnitt durch das Sporangien-tragende Laub von *Laminaria saccharina*. *1* schwächer, *2* stärker vergrößert. *m* Mark, *r* Rinde, *sp* Sporangien, *p* Paraphysen, *schl* Schleimkappe.

Höcker erzeugt, welche dann weiter erheblich in die Länge wachsen, und zwar ausschließlich an der Spitze; auch die Dichotomierung geht allein von der Spitze aus, sie erinnert an diejenige der Wurzelträger von Sela-

ginella. Daß interkalares und Spitzenwachstum an derselben Pflanze gegeben ist, braucht nicht aufzufallen; dieselbe Erscheinung war schon bei den Ectocarpeen zu konstatieren.

Der Bau der Krallen gleicht etwa dem von Keimlingen mittleren Alters, es fehlt nämlich das eigentliche Mark, und ebenso werden im wesentlichen die Hyphen vermißt. So besteht das Ganze aus kurzen Rinden- und längeren Zentralkörperzellen, welche auch Ringanordnung zeigen können. Die dickwandigen Zellen entbehren nach verschiedenen Autoren der sonst vorhandenen Tüpfel. Das ist verständlich; sie sind offenbar mechanische Elemente, Stoffaufnahme und Leitung besorgen sie kaum.

Die Haftscheiben der jungen Pflanzen sind ganz entsprechend gebaut. Fig. 426 zeigt das ohne viel Worte. Die Haftfasern auf der Unterseite sind ebenfalls leicht erkennbar.

+++ Fortpflanzung.

Die Vereinigung der Sporangien zu meist sehr großen, bis handbreiten Sori wurde bereits oben erwähnt, ebenso die Verteilung der letzteren über das Laub der einzelnen Gattungen. Auch über die Entstehung ist deswegen nichts zu sagen, weil dieselbe Punkt für Punkt mit den bereits geschilderten Prozessen bei Chorda übereinstimmt (Fig. 427). Paraphysen und Sporangien verhalten sich genau so wie dort. Nur die Form der ersteren weicht bei manchen Gattungen, z. B. Laminaria, Lessonia u. a. dadurch etwas ab, daß die Paraphysen auf dem Scheitel ihre Membran sehr stark schleimig verdicken (Fig. 427, *2*), wie das schon THURET schilderte und neuere Autoren lediglich bestätigten.

Da die Paraphysen und Sporangien von der äußersten Rindenschicht aus gebildet werden, heben sie die cuticulaähnliche Schleimschicht, welche diese Zellen zu bedecken pflegt, als Häutchen ab, wie das bei den Phaeosporeen durchaus nicht selten ist.

In besonders auffälliger Weise fehlt die Schleimmasse auf dem Scheitel der Paraphysen bei den Gattungen Saccorrhiza, Phyllaria, Cymathere (GRIGGS). Bei den ersten beiden verschleimen die Längswände mehr, bei der letztgenannten endigen die Paraphysen, die lang keulig sind, nicht in gleicher Höhe, sodaß ein fester Zusammenschluß unterbleibt.

Die Entwicklung der Zoosporen bietet, soweit bekannt, keine Besonderheiten gegenüber den Ectocarpeen und noch weniger gegenüber Chorda. Eine Reduktionsteilung wurde meines Wissens bei Laminariaceen bislang nicht wahrgenommen, doch ist kaum ein Zweifel, daß sie wie bei Chorda einsetzt, wenn der einzige Kern des jungen Sporangium sich teilt.

Damit ist dann gesagt, daß bei unserer Gruppe der Kernphasenwechsel genau wie bei den Moosen und Farnen mit dem Generationswechsel zusammenfällt. Der kleine Gametophyt ist haploid, der große Sporophyt aber diploid.

Literatur.

AGARDH, C. A., Revision der Algengattung Macrocystis. Nova acta Leopold. 1839. 19, 281.

AGARDH, J. A., De Laminarieis symbolas offert. Lund's Univ. Årsskrift. 1867.

AGARDH, J. G., Om Bladets Udvikling hos Algerne. Forhandl. ved det 11. skand. Naturforskermøde i. Kjøbenhavn 1873. Kjøbenhavn 1874.

ANDERSON, G. et P., Guide to the Highlands and Island of Scottland. London 1834 Clouston üb. Laminarien.

Anderron, G. et P., Species, genera et ordines Algarum 1848. **1**.
Areschoug, Observat. Phycologicae IV, V. De Laminariaceis nonnullis. Nova acta reg. soc. sc. Upsaliens. 1883/84, ser. 3. **12**.
Barber, C. A., On the structure and development in Laminaria bulbosa Lam. Ann. of bot. 1889/90. **3**, 41.
Borgesen, F., Note on the question whether Alaria esculenta sheds its lamina periodically or not. Botan. Tidsskr. 1907. **28**, 199.
Bornet, Sur une nouvelle espèce de Laminaire de la méditerranée. Bull. soc. de France, 1888. **35**.
Darwin, Ch., Reise eines Naturforschers um die Welt. Übers. von Carus 1875.
Drew, G. H., The reproduction and early development of Laminaria digitata and Laminaria saccharina. Ann. of. bot. 1910. **24**, 177.
Fallis, A. L., Growth of the fronds of Nereocystis Luetkeana. Puget Sound marine stat. Publ. 1915. **1**, 1.
—, Growth in some Laminariaceae. Ebenda, 1916. **1**, 137—155.
Foslie, M., Laminarien Norwegens. Forhandl. i. Vidensk.-Selsk. i. Christiania 1884.
Frye, T. C., Nereocystis Luetkeana. Bot. gaz. 1906. **42**, 143.
—, Gas pressure in Nereocystis. Pujet Sound Marine Stat. Publ. 1916. **1**, 85—88.
—, Rigg, G. B. and Crandall, W. C., The Size of Kelps on the Pacific Coast of North America. Bot. Gaz. 1915. **60**, 473.
Gardiner, On the occurrence of reproductive organs on the root of Laminaria bulbosa. Proc. Camb. phil. soc. 1885. **5**, 224.
Goebel, K., Pflanzenbiol. Schilderungen 1893. **2**. Macrocystis. S. 322.
Grabendörfer, J., Beiträge zur Kenntnis der Tange. Bot. Ztg. 1885. **43**, 609.
Greville, R. K., Algae britannicae usw. Edinburgh. 1830.
Griggs, R. F., Juvenile Kelps and the Recapitulation Theory. Am. Naturalist 1909. **43**, 5.
—, The sporophylls of Lessoniopsis. The Ohio Naturalist 1909. **9**, 437.
Gruzewska, Z., Les substances mucilagineuses de Laminaria flexicaulis. Compt. rend. 1921. **173**, 52.
Guignard, L., Observations sur l'appareil mucifère des Laminaricées. Ann. sc. nat. bot. 1892, 7e sér. **15**, 1.
Hoffmann, E. J., Fructification of Macrocystis. Univ. California publ. Botany. 1911. **4**, 151.
Hooker, J. D., The botany of the antarctic voyage of H. M. S. „Erebus and Terror" in 1839—43; I. Flora antarctica. Algen v. Hooker u. Harvey 1847.
Humphrey, J. E., On the anatomy and development of Agarum Turneri. Proc. Am. Acad. 1886. **7**. Contrib. from the cryptogamic laboratory of the museum of Harvard University. **5**, 10.
Jolis, A. le, Examen des espèces confondues sous le nom de Laminaria digitata Aut. suivi de quelques observations sur le genre Laminaria. Nova acta Leopold. 1856. **25**[2], 529.
Kibbe, A. L., Some points in the structure of Alaria fistulosa. Puget Sound Marine Stat. Public. 1915. **1**, 43.
Killian, K., Beiträge zur Kenntnis der Laminarien. Zeitschr. f. Bot. 1911. **3**, 433.
Kjellman, F. R., Flora of the arctic sea. Kgl. Vet. Akad. Handl. 1883. **20**. Nr. 5.
—, Om en ny Organisationstyp inom Slägtet Laminaria. Svensk. Vet. Akad. Handl. Bihang 1893. **18**, 1.
Kjellman-Petersen, Om Japans Laminariaceer. Vega Exped. Jagtt. 1884. **4**.
Kützing, T. A., Phycologia generalis. 1843.
Kylin, H., Über den Generationswechsel bei Laminaria digitata. Svensk bot. Tidsskr. 1916. **10**, 551—561.
—, Studien über die Entwicklungsgeschichte der Phaeophyceen. Ebenda 1918. **12**, 1.
Mac Millan, C., Observations on Lessonia. Bot. Gaz. **30**, 318.
—, Observations on Nereocystis. Torrey bot. club. 1899. 273.
—, Observations on Pterygophora. Minnesota bot. stud. 2d. ser. **6**, 723.
Meyen, Reise um die Erde 1834. **1**, 178. Macrocystis.
Murray, G., On the Cryptostomata of Adenocystis, Alaria and Saccorrhiza. Phycol. memoirs. **2**, 1893.
Okamura, K., Undaria and its species. Bot. Mag. Tokyo. 1915. **29**, 266.
Oliver, F. W., On the obliteration of the sieve tubes in Laminarieae. Ann. of. Bot. 1887. **1**, 95.
Pascher, A., Über diploide Zwerggenerationen bei Phaeophyceen (Laminaria saccharina) Ber. d. d. bot. Ges. 1918. **36**, 246—253.
Phillips, R. W., Note on Saccorrhiza bulbosa J. A. and Alaria esculenta. Ann. of bot. 1896. **10**, 96.

Postels, A. et Ruprecht, Illustrationes algarum . . . . in oceano pacifico . . . . collectarum. Petropoli 1840.
Ramalay, Fr., Observations on Egregia Menziesii. Minnesota bot. studies. 1903. ser. 3. **1**, 1.
Rasmussen, R., Bemaerkninger om Vaksten af Bladet hos Alaria esculenta paa Faröerne. Bot. Tidsskr. 1909. **29**, 333.
Reinke, J., Studien zur vgl. Entw. d. Laminariaceen. Kiel 1903.
Rosenthal, O., Zur Kenntnis von Macrocystis u. Thalassiophyllum. Flora 1890. 105.
Rosenvinge, K., Grønlands Hafalger. Meddelelser om Grønland 1893. 3.
Ruprecht, F. J., Bemerkungen über den Bau und das Wachstum einiger großen Algenstämme usw. Mém. de l'Acad. d. sc. de St. Pétersbourg sc. nat. 1848. 6 sér. 6.
Ruprecht, F. J., Neue oder unvollständig bekannte Pflanzen aus dem nördlichen Teil des stillen Ozeans. Mém. de l'Acad. d. sc. de St. Pétersbourg (sc. nat.) 1855. 6 sér. **7**.
Sauvageau, C., Sur le développement et la biologie d'une Laminaire (Saccorhiza bulbosa). Compt. rend. des Séances de l'Acad. des Scienc. 1915. **160**, 445—448.
—, Sur les débuts du développement d'une laminaire (Saccorhiza bulbosa). Ebenda **161**, 740.
—, Sur la sexualité hétérogamique d'une laminaire (Saccorhiza bulbosa). Ebenda. 796.
—, Sur les variations biologiques d'une laminaire (Saccorhiza bulbosa). Ebenda. 1916. **158**, 396.
—, Sur les gamétophytes de deux Laminaires (L. flexicaulis et L. saccharina). Ebenda **162**, 601.
—, Sur la sexualité hétérogamique d'une laminaire (Alaria esculenta). Ebenda 840—872.
—, Sur les »glandes à mucilage« de certaines Laminaires. Ebenda, 921—924.
—, Sur les plantules de quelques Laminaires. Ebenda **163**, 522—524.
—, Sur un nouveau Type d' alternance des générations chez les algues brunes (Dictyosiphon foeniculaceus). Ebenda 1917. **164**, 829.
—, Sur les plantules d'une laminaire à prothalle parasite (Phyllaria reniformis Rostaf). Ebenda, 1918. **166**, 787—789.
Schmidt, E. W., Bau und Funktion der Siebröhre der Angiospermen. Jena, 1917.
Schultz-Schultzenstein, Über Schichtenbildung im Pflanzenreich usw. Flora 1853. **36**, 49.
Setchell, W. A., On the classification and geograph. distribution of the Laminariaceae. Transact. of the Connect. Acad. 1893. **11**, 333.
—, Concerning the life-history of Saccorrhiza dermatodea. Proc. Am. Acad. 1891. **26**, 177. (Crypt. Labor. of Harvard Univers. 17.)
—, Postembryonal stages of the Laminariaceae. Univ. of California publ. 1905. **2**, 115. Bot. Regeneration among Kelps. Ebenda, **2**, 139.
—, Nereocystis and Pelagophycus. The bot. gaz. 1908. **45**, 125.
Sheldon, J. M., Notes on the growth of the stipe of Nereocystis Luetkeana. Puget Sound Marine Stat. Pnbl. 1915. **1**, 15.
Skottsberg, C., Några ord om Macrocystis pyrifera. Botoniska Notizer 1903. S. 40.
—, Zur Kenntnis d. subarkt. u. antarkt. Meeresalgen. Wiss. Ergebnisse der schwed. Südpolarexpedition. 1907. 4.
Smith, A. L. and Whitting, F. G., Notes on the sori of Macrocystis and Postelsia. Phycol. Mem. 1895. **1**. Pt. 3, 84.
Sykes, M. G., Anatomy and histology of Macrocystis pyrifera and Laminaria saccharina. Ann. of bot. 1908. **22**, 291.
Thuret, G., Recherches sur les zoospores des algues usw. Ann. sc. nat. bot. 1850. 3 sér. **14**.
Tobler, E., Bemerkungen über Saccorhiza bulbosa. Kgl. norske Vidensk. Selsk. Skrifter. 1908.
Will, H., Zur Anatomie v. Macrocystis luxurians. Bot. Ztg. 1884. **42**, 801.
Wille, N., Siebhyphen bei den Algen. Ber. d. d. bot. Ges. 1885. **3**, 29.
—, Bidrag till algernes physiologiske anatomi. K. sv. vet. acad. Handl 1885. **21**. Nr. 12.
—, Beitr. zur physiol. Anatomie der Laminariaceen. Univers. Festskrift til Hans Maj. Kong Oscar II. Regierungsjubilaeet. 1897.
Williams, J. Lloyd, The zoospores of the Laminariaceae and their germination. Rep. 82. Meet. british. Assoc. adv. sc. Dundee 1912.
—, The gametophytes and fertilization in Laminaria and Chorda. Ann. of Bot. 1921. **35**, 603.
Yendo, K., On Eisenia and Ecklonia. The bot. mag. Tokyo 1902. **16**, 203.
—, Hedophyllum spirale sp. n. and its relation to Thalassiophyllum and Arthrothamnus. Bot. Magazin of Tokio 1903. **17**, 165.
—, On the mucilage glands of Undaria. Ann. of Bot. 1909. **23**, 613.
—, The development of Costaria, Undaria and Laminaria. Ebenda. 1911. **25**, 691—716.
—, A monograph of the genus Alaria. Journ. coll. sci. imp. univ. Tokyo. 1919. **43**, 145.

5. Tilopteridales.

Die Beziehungen der Gattungen dieser Gruppe zu einander und zu den Phaeosporeen dürften ungefähr durch folgendes Schema gekennzeichnet sein:

		Tilopteris	
Sphacelariaceae	*Choristocarpaceae*	Haplospora	*Tilopteridaceae*
Sphacella	Choristocarpus	Akinetospora	

Ectocarpaceae

1. Tilopteridaceae.

Die kleine Gruppe, repräsentiert durch die Genera: Akinetospora, Haplospora (= Scaphospora) und Tilopteris, wurde bislang in Nord- und Ostsee, an nordischen und atlantischen Küsten, sowie im Mittelmeer gefunden. Die Pflanzen treten wohl niemals in großen Mengen beisammen auf.

Trotz der hübschen Arbeiten von Kjellman, Reinke, Kuckuck, Sauvageau, Bornet, Brebner u. a. weisen gerade hier unsere Kenntnisse noch recht große Lücken auf, weil immer nur gelegentliche Beobachtungen gemacht werden konnten.

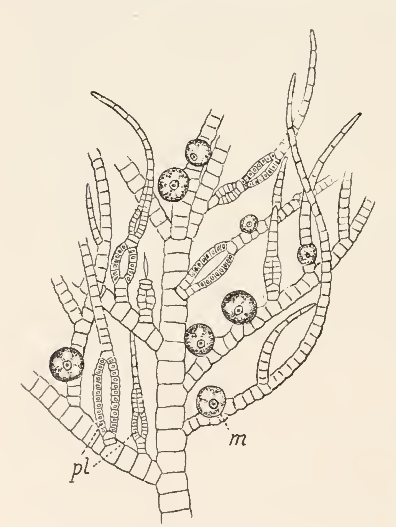


Fig. 428 n. Murray. *Haplospora globosa* (*Scaphospora*-Stadium) m. Monosporen. *pl* plurilokuläre Sporangien.

Spezifisches Merkmal für die Tilopteridaceen sind die großen, unbeweglichen Monosporen.

Die in Rede stehenden Gattungen haben den Habitus mittlerer Ectocarpeen, sie besitzen auch deren Wachstumsweise (Fig. 428). Ein trichothallisches Wachstum ist bei Haplospora Vidovicchii recht deutlich, bei Haplospora globosa aber mehr oder weniger verwischt durch interkalare Teilungen an beliebiger Stelle, die übrigens auch bei der erstgenannten Form nicht fehlen.

Akinetospora und Haplospora Vidovicchii bilden durchweg monosiphone Fäden, bei Haplospora globosa dagegen und bei Tilopteris setzen speziell in den unteren Regionen Längs- und Querteilungen ein, welche den betreffenden Teil des Sprosses Sphacelarienähnlich erscheinen lassen.

Die Zellen haben im wesentlichen den üblichen Bau der Phaeosporeenzelle.

An Fortpflanzungsorganen kamen zur Beobachtung:

1. Unilokuläre Sporangien bei Akinetospora pusilla durch Bornet u. a. (Fig. 429, *4*), bei Heterospora Vidovicchii durch Kuckuck. Dieselben, annähernd kugelig, sind bei ersterer Form mit einzelligem Stiel versehen, bei letzterer sitzend (Fig. 429, *1*, *2*). Die relativ großen Zoosporen (Fig. 429, *3*) beherbergen ziemlich zahlreiche Chromatophoren, sie sind nierenförmig und tragen die Cilien in der Einbuchtung.

Statt der Zoosporen treten auch Aplanosporen auf.

2. Plurilokuläre Sporangien mit großen Fächern und großen Schwärmern, die zahlreiche Chromatophoren bergen, schildert BORNET an Akinetospora pusilla (Fig. 429, *5*).

Die Schwärmer keimen direkt ohne irgend ein Anzeichen von Sexualität, ja sie können in den Sporangien keimen und auch im unbeweglichen Zustande (als Aplanosporen) entleert werden, um dann sofort auszuwachsen.

3. Bei Haplospora globosa (= Scaphospora speciosa s. unten) und bei Tilopteris werden Organe gebildet, die wir indifferent plurilokuläre Sporangien, wenn wir aber kühn sein wollen, Antheridien nennen können. Sie liegen in der Kontinuität kurzer, haarartig endender Seitenzweiglein (Fig. 430, *1*), sind relativ breit, fast keulig, aber nicht fest, sondern innen hohl, wie ein Längsschnitt (Fig. 430, *3*) leicht ergibt, d. h. die kleinen,

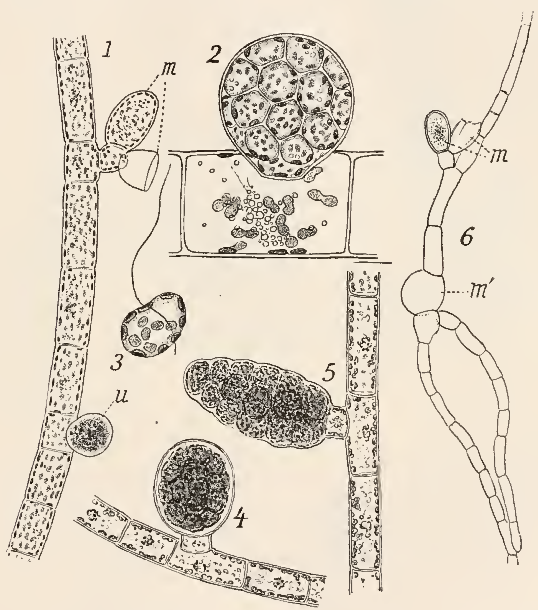


Fig. 429 n. KUCKUCK, BORNET u. SAUVAGEAU. *1 Heterospora Vidovicchii* KCK.; Zweig mit unilokulärem Sporangium (*u*) und Monosporen (*m*). *2* Dies., unilokuläres Sporangium. *3* Dies., Zoospore. *4 Akinetospora pusilla*, unilokuläres Sporangium. *5* Dies., plurilokuläres Sporangium. *6* Dies., Pflänzchen mit Monosporangien (*m*) aus einer Monospore (*m′*) hervorgegangen.

schwärmerbildenden Zellen liegen in einer Schicht mantelartig um den mittleren Hohlraum.

Die austretenden Zellen haben ganz den Bau der Spermatozoiden bei anderen Phaeosporeen. (KUCKUCK, REINKE).

4. Noch interessanter als die plurilokulären Sporangien sind diejenigen Organe, welche mit SAUVAGEAU wohl am besten als Monosporen bezeichnet werden. Sie sitzen bei Heterospora Vidovicchii und Akinetospora pusilla auf einem einzelligen Stiel den längeren Fäden seitlich an (Fig. 429,

1, *6*), bei Haplospora globosa stehen sie am Ende wenigzelliger Seitenzweige, während sie bei Scaphospora (Fig. 430, *4*, *5*) infolge einiger Längsteilungen des Fadens diesem halb eingesenkt erscheinen. Bei Tilopteris endlich (Fig. 430, *2*) nehmen sie dieselbe Stellung ein wie die plurilokulären Sporangien.

Besonders KUCKUCK erklärte die Monosporen für Eier, während SAUVAGEAU sie den Brutknospen der Sphacelarien an die Seite stellt. Nach KYLIN würden sich diese Auffassungen im gewissen Sinne vereinigen lassen.

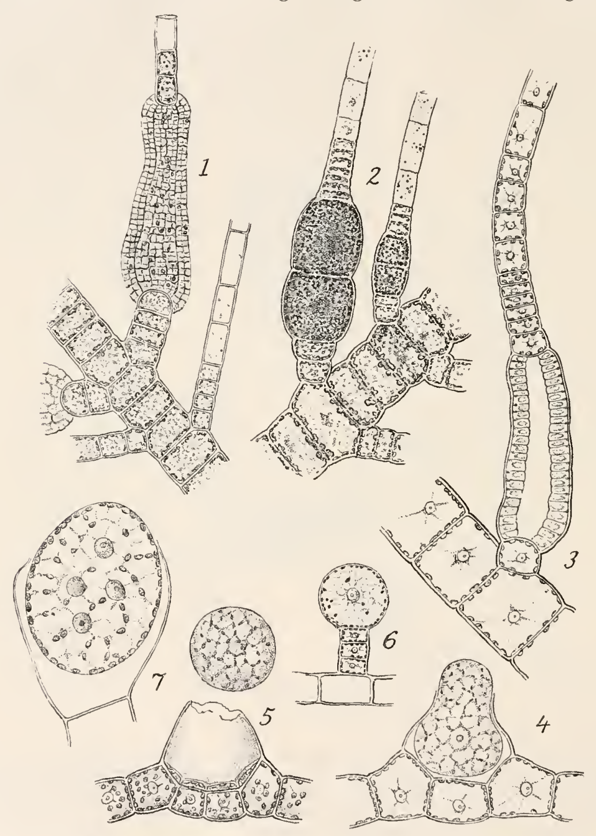


Fig. 430 n. BORNET u. REINKE. *1 Tilopteris Mertensii* mit plurilokulären Sporangien. *2* Dies. mit Monosporen. *3 Haplospora globosa* (*Scaphospora speciosa*), plurilokuläre Sporangien im Längsschnitt. *4*, *5* Dies., Monosporen des „*Scaphosphora*-Stadiums". *6*, *7* Dies., Monosporen des „*Haplospora*-Stadiums".

Seine erst vor kurzem vorgetragene Auffassung leuchtet mir am meisten ein. Halten wir uns zunächst einmal an Haplospora, so ist seit REINKE, dem auch BREBNER und SAUVAGEAU zustimmten, kaum noch ein Zweifel, daß Haplospora und Scaphospora zusammen gehören. Haplospora besitzt allein Monosporen, Scaphospora aber Antheridien und Monosporen.

Während man nun bislang alle Monosporen für gleichwertig hielt, weist Kylin darauf hin, daß sie verschieden sein müssen.

Die Monosporen der Haplospora enthalten vier Kerne, und treten mit einer festen Haut umhüllt aus, sie sind den Tetrasporen oder ähnlichen Organen an die Seite zu stellen, und demnach ist Haplospora die ungeschlechtliche Generation. Scaphospora dagegen (Fig. 430, *3*, *4*, *5*) führt Antheridien und Oogonien. Die aus den großen Zellen austretenden Gebilde sind keine Monosporen, sondern Eier, sie sind nackt und besitzen nur einen zentral gelegenen Kern.

Aus den Monosporangien der Tilopteris (Fig. 430, *2*) sah Kuckuck nackte Zellen mit einem Kern austreten, sie gingen ziemlich rasch zu Grunde wie die großen Organe der Scaphospora nach Reinke. Das spricht auch dafür, daß wir es mit Eiern zu tun haben. Nun gibt es bei Tilopteris Exemplare, bei welchen die Antheridien und die nackte Zellen entleerenden Monosporangien auf demselben Individuum sitzen, daneben aber fanden sich andere, welche nur Monosporen besaßen. Letztere traten mit Membran umhüllt aus und waren mehrkernig. So darf man auch hier mit Kylin annehmen, daß die ersterwähnten Pflanzen die Gametophyten, die letzteren die Sporophyten sind.

Vielleicht gehören Heterospora und Akinetospora ebenfalls in den gleichen Entwicklungskreis.

Kylins Vermutungen müssen natürlich experimentell geprüft werden. Es wäre schon viel gewonnen, wenn man in den vierkernigen Monosporen eine Reduktionsteilung nachweisen könnte, wie Kylin annimmt.

Nach allem würde man wohl mit Sauvageau annehmen müssen, daß die Tilopterideen, von den Ectocarpeen ausgehend, eine den Sphacelarien mehr weniger parallele Reihe bilden, welche speziell vielleicht durch Choristocarpus-ähnliche Formen den ersteren genähert wird. Doch hier helfen kaum Hypothesen; hoffen wir, daß bald Tatsachen die großen Lücken ausfüllen, welche noch klaffen.

2. Choristocarpaceae.

Choristocarpus tenellus wurde zwar vielfach in der Literatur erwähnt, genaue Auskunft erhielten wir aber erst durch Kuckuck über die Alge.

Sie kommt spärlich im Mittelmeer vor und gleicht im Habitus einem schwach verzweigten Ectocarpus. Die Fäden sind auch monosiphon gebaut wie bei jener Gattung, wachsen aber mit einer Scheitelzelle etwa wie Sphacella und beherbergen auch wie diese zahlreiche Chromatophoren in den Gliederzellen (Fig. 431).

Uni- und plurilokuläre Sporangien sind gefunden worden, und zwar bislang auf getrennten Individuen.

Die unilokulären Sporangien entlassen relativ wenige große Zoosporen, welche im Bau denjenigen von Haplospora Vidovicchii in der Hauptsache gleichen.

Mit den unilokulären Sporangien auf den gleichen Exemplaren (Fig. 431, *1*), gelegentlich auch ohne die ersteren, aber niemals mit plurilokulären Sporangien zusammen, finden sich Brutknospen von etwa keulenförmigem Umriß (Fig. 431, *2*). Dieselben sitzen auf einzelligem Stiel und sind selber ein- bis dreizellig, doch überwiegen zweizellige Formen (Fig. 431, *3*). Als Inhalt führen die großen Zellen einen zentralen Kern, die üblichen Plasmastränge und in diesen Chromatophoren usw. Die Brutknospen fallen, wie diejenigen der Sphacelariaceen, von ihren Stielen ab und keimen dann aus.

In seiner Wachstumsweise und im Habitus hat Falkenbergs Discosporangium mancherlei Ähnlichkeiten mit Choristocarpus, es weicht aber

durch die seltsamen scheibigen, plurilokulären Sporangien wesentlich ab. Weitere Untersuchungen müssen wohl noch über die Stellung dieser Alge entscheiden.

Pleurocladia lacustris, welches Kjellman noch hierher rechnet, ist nach den Untersuchungen von Klebahn und Wille zweifelsohne eine gewöhnliche Ectocarpee.

Wohin die Choristocarpeen zu zählen sind, ist momentan wohl noch schwer zu sagen. Man sondert sie wohl am besten mit Kuckuck als kleine Familie ab. Das Wachstum durch eine Scheitelzelle erinnert unweigerlich an die Sphacelarien, und auch die Brutknospen weisen um so mehr auf diese hin, als die ersten Stufen einer Sphacelaria-Brutknospe, wie Kuckuck betont, zweifellos mit den gleichnamigen Organen der Choristocarpeen übereinstimmen.

Andererseits haben die Zoosporen unverkennbare Ähnlichkeit mit denjenigen der Tilopterideen.

Immerhin scheinen mir die Ähnlichkeiten mit den Sphacelarien größer zu sein, und ich wäre geneigt, die Choristocarpeen der Sphacella zu nähern, und zwar um so mehr, als die unilokulären Sporangien dieser fast genau die gleiche Stellung und Anordnung haben wie die Brutknospen des Choristocarpus. Kylin will neuerdings die Pflanze den Sphacelariaceen vollends einreihen.

Damit käme man dann wieder darauf, die Fruchtäste und die Brutknospen zu parallelisieren und von neuem die Frage nach dem Ersatz der unilokulären Sporangien durch Brutknospen zu diskutieren, welche schon für die Sphacelarien angeregt wurde. Auch hier, das sei nochmals betont, wurden bislang zwar uni-, nicht aber plurilokuläre Sporangien mit den Brutknospen zusammen (auf gleichem Individuum) gefunden.

1 2 3

Fig. 431. *Choristocarpus tenellus* Zan. n. Kuckuck. *1* Faden mit Brutknospe und unilokulären Sporangien. *2, 3* Brutknospen.

Literatur.

Bornet, E., Les Algues de P.-R.-A. Schousboe. Mém. de la soc. des sc. nat. de Cherbourg 1892. 3. sér. 8, 165.

Brebner, G., On the classification of the Tilopteridaceae. Bristol Naturalists soc. proc. 1896/97. 8.

Falkenberg, P., Über Discosporangium, ein neues Phaeosporeengenus. Mitt. d. zool. Stat. Neapel 1879. 1, 54.

Kjellman, F. R., Bidrag till kännedomen om Skandinaviens Ectocarpeer och Tilopterideer. Diss. Upsala 1872.

Kuckuck, P., Üb. Schwärmsporenbildung bei d. Tilopterideen u. üb. Choristocarpus tenellus Kütz. Zanard. Pringsh. Jahrb. 28, 290.

Kylin, H., Über die Entwicklungsgeschichte und die systematische Stellung der Tilopterideen. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1917. 35, 298—311.

Reinke, J., Fragment aus d. Naturgeschichte d. Tilopterideen. Bot. Ztg. 1889. 47, 101.

Sauvageau, C., Les Acinetospora et la sexualité des Tiloptéridacées. Journ. de Bot. 1899. 13, 107—127.

6. Dictyotales.

Dictyotaceae.

Die Vertreter dieser Familie bewerkstelligen die ungeschlechtliche Fortpflanzung durch unbewegliche nackte Sporen, welche zu viert im Sporangium entstehen (Tetrasporen). Geschlechtliche Vermehrung durch Eier und Spermatozoiden. Die Tetrasporen stehen auf besonderen Individuen, welche aber den Geschlechtspflanzen völlig gleichen.

Als Typus der Gruppe wird gewöhnlich Dictyota dichotoma betrachtet, eine Pflanze von 10—20 cm Größe, deren bandförmige Sprosse alle in einer Ebene dichotom verzweigt sind (Fig. 432). Taonia atomaria hat einen ähnlichen Wuchs, ist aber mehr polytom zerschlitzt, Padina Pavonia — „Orecchio di mare“ — bildet flache, blattartig-fächerförmige Sprosse, welche meist mehr oder weniger trichterförmig zusammengerollt sind (Fig. 433, *2*), Dictyopteris (Haliseris) endlich hat in einigen Spezies eine derartige Ähnlichkeit mit Fucus-Arten, daß Anfänger und „Fortgeschrittene“ sie bei flüchtiger Betrachtung mit diesem Tang verwechselten (Fig. 434).

Die Dictyotaceen sind Bewohner aller wärmeren Meere und als solche z. B. im Mittelmeer ungemein häufig; einzelne Arten dringen weiter nach Norden vor, so wird Taonia noch an den englischen Küsten gefunden, und Dictyota dichotoma ist bis Skandinavien gewandert, bei Helgoland trifft man sie daher noch reichlich.

Die Dictyotaceenvegetation gedeiht mit Vorliebe wenige Meter unter der Oberfläche, doch sind viele Formen gegen Lichtdifferenzen sehr unempfindlich, deshalb geht z. B. Dictyota bei Neapel weit in schattige Grotten hinein und steigt auch in nennenswerte Tiefen hinab.

Unsere Kenntnis der Gruppe gründet sich wesentlich auf die Arbeiten von Nägeli, Thuret, Cohn, Reinke, Williams, Hoyt, Sauvageau: systematische Bearbeitungen gaben Agardh, Vinassa u. a.

a) Vegetationsorgane.

Die ursprünglich nackten Aplano- und Oosporen der Dictyota dichotoma umgeben sich mit Membran und wachsen bald zu zylindrisch-keulenförmigen Keimlingen heran (Fig. 432, *2*). Die letzteren bilden durch seitliche Verzweigung runde Äste, und zwischen solche können nach Reinke noch nachträglich andere adventiv eingeschoben werden. Da einzelne dieser Äste sich zu langen, horizontalen Ausläufern entwickeln, entsteht ein Rhizom. Das Ganze wird durch meist büschelig gestellte Wurzelhaare am Substrat befestigt.

Die Rundtriebe gehen später an ihren Spitzen in die bandförmigen, langen Flachsprosse über, welche sich dichotom in einer Ebene verzweigen (Fig. 432, *1*), evtl. auch Adventiväste bilden.

Die Rundsprosse bauen sich aus einer axilen Reihe großer, wenig gefärbter Zellen auf, welche von einem einschichtigen Mantel kleiner, chromatophorenreicher Rindenzellen umgeben werden (Fig. 432, *7*). Die Flachsprosse sind analog gebaut: eine mittlere, großzellige Schicht (Fig. 432, *4* 435), nur aus einer Zellage bestehend, wird beiderseits von kleinzelliger Rinde bedeckt, welche natürlich an den Rändern der Bänder zusammenschließt. Man wird kaum fehl gehen, wenn man mit Hansen die Rinde als Assimilationsgewebe, die Mittelschicht als Speicherzellen auffaßt.

Rund- und Flachsprosse wachsen mit einer charakteristischen Scheitelzelle, wie das für die ersteren COHN, für die letzteren NÄGELI beschrieb.

An den runden Trieben gliedert die Scheitelzelle durch einfache Querwände scheibenförmige Segmente ab (Fig. 432, *2*) und diese zerfallen durch vier exzentrische Längswände in eine große zentrale und vier periphere Zellen (Fig. 432, *7*), welche letzteren dann in viele kleinere zerlegt werden.

Die Scheitelzelle der Flachsprosse (Fig. 432, *6*) gleicht, von der Fläche derselben betrachtet, einer bikonvexen Linse, sie gliedert durch uhrglasförmige Wände ein Segment nach dem andern ab; die Segmente zerfallen zunächst durch eine mittlere Längswand (Fig. 432, *3*), um sich dann,

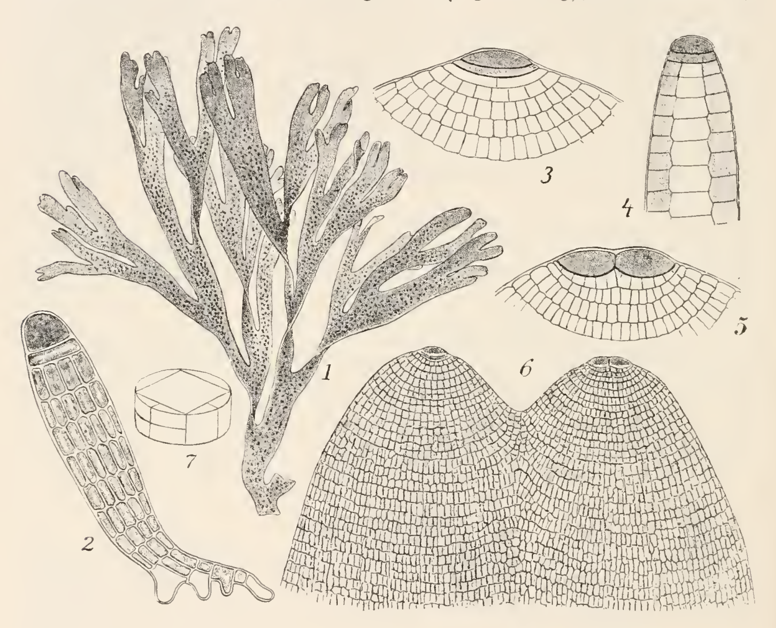


Fig. 432. *Dictyota dichotoma* n. THUEET, COHN u. Präp. GRUBER. *1* Habitusbild. *2* Keimling n. COHN. *3* Sproßscheitel von der Fläche. *4* Ders. im Längsschnitt. *5* Sproßscheitel mit beginnender Dichotomierung. *6* Ders. schwach vergrößert. *7* Querschnitt eines Keimlings.

wenigstens oberflächlich, in zahlreiche Zellen zu zerlegen. Ein axiler Längsschnitt senkrecht zur Fläche des Laubes zeigt ein Bild der Scheitelzelle (Fig. 432, *4*), wie es ähnlich auch von einem Rundtrieb erhalten werden könnte. Man sieht leicht, daß auch hier durch exzentrische Längswände die beiden Rindenschichten vom Mittelkörper abgetrennt werden.

Die dichotome Verzweigung (Fig. 432, *6*) der Bänder beginnt mit der Bildung einer axilen Längswand (senkrecht zur Laubfläche) in der Scheitelzelle selber (Fig. 432, *5*). Nachdem die beiden Hälften sich etwas vergrößert haben, entsteht in jeder eine uhrglasförmige Wand, welche ein wenig schräg auswärts gerichtet ist (Fig. 432, *5*). So sind zwei neue

Scheitelzellen konstituiert, mit deren Hilfe nun zwei divergierende Sprosse erzeugt werden.

Nach REINKE bleiben die am Rande der Flachsprosse liegenden Teile der Segmente relativ lange teilungsfähig; aus ihnen können bisweilen recht zahlreiche Adventiväste hervorgehen. Vereinzelt entstehen sie auch aus der Fläche des Thallus; alles das besonders nach Verletzungen der Hauptsprosse.

Padina Pavonia hat auf jugendlichen Stadien etwa das Aussehen der Fig. 433, *1*. Der untere Teil des Pflänzchens liegt dem Substrat auf

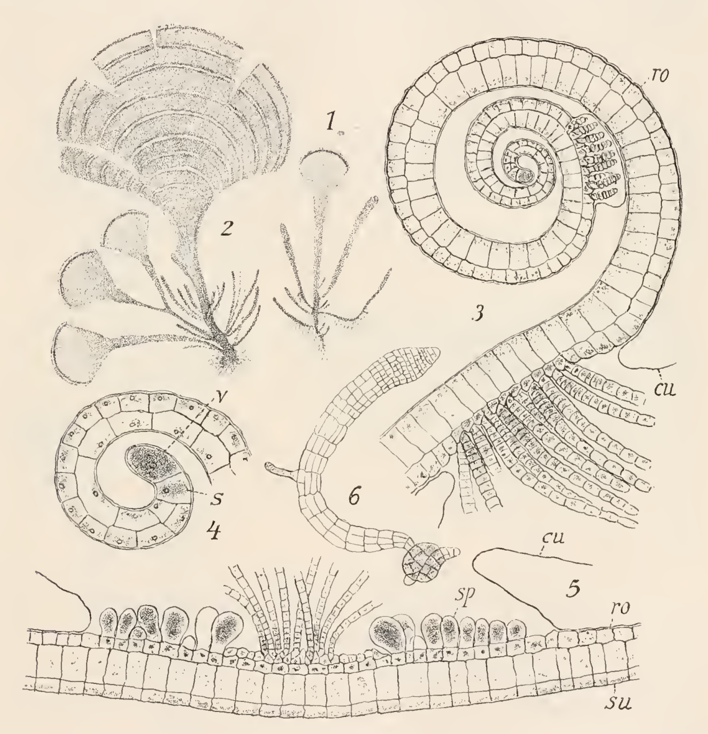


Fig. 433. *Padina Pavonia.* Orig. n. Präp. GRUBER. *1* junge, *2* halberwachsene Pflanze. *3* Schnitt durch den gerollten Scheitel. *4* Dass. stärker vergrößert. *5* Schnitt durch die Haarleiste und Sorus. *6* Keimling n. REINKE. *v* Randzelle, *s* Segment, *su* untere, *ro* obere Rinde, *cu* Cuticulaähnliche Lamelle, *sp* Sporangien.

und ist diesem mit Rhizoiden angeheftet, der spatelförmige Hauptsproß aber erhebt sich fast senkrecht von demselben. In der Figur konnte das nicht wohl zum Ausdruck gebracht werden. Vom Hauptsproß gehen seitliche Achsen aus, welche ebenfalls mit ihren basalen Regionen angeheftet, mit dem Oberteil aber frei sind (Fig. 433, *1*). Alle aufstrebenden Sprosse sind anfänglich rund, verbreitern sich aber später an ihrer Spitze zu den breiten fächerförmigen Körpern, von denen wir schon oben sprachen (Fig. 433, *2*).

Da die ältesten Fächersprosse auch noch ziemlich weit nach oben (Fig. 433, *2*) nicht wenige Seitenglieder erzeugen, welche nicht mehr am Substrat haften, so entsteht ein einigermaßen kompliziertes System von Flachsprossen.

Das aber, was wir eben schilderten, stellt noch nicht die ganze Pflanze dar; nach Reinke nämlich liefern die Keime der Padina durch scheinbar regellose Teilungen einen kugeligen bis birnförmigen Körper, welcher sich am Substrat festheftet. Von diesem Zentralknoten wölben sich einzelne Zellen vor und entwickeln sukzessive eine Anzahl Sprosse, welche mit der Basis dem Substrat aufliegen und sich früher oder später aufrichten (Fig. 433, *6*). Verstehe ich Reinke recht, so wäre der in Fig. 433, *1* wiedergegebene einer von diesen Sprossen.

Will man die Befunde deuten, so müßte man den Zentralknoten wohl als reduzierte primäre Achse der Pflanze auffassen, die großen breiten Gebilde als deren Seitenachsen. Solche Dinge sind ja für Aglaozonia bereits beschrieben, wir werden ähnlichen Erscheinungen bei Placophora, Pollexfenia, Leveillea usw. noch wieder begegnen.

Die jungen, gerundeten Sprosse der Padina besitzen eine Scheitelzelle nach dem Muster der Dictyota. Solche bleibt bis zu dem Augenblick in Tätigkeit, in welchem die Verbreiterung des Thallus beginnt; dann wird sie durch einige Längswände zerlegt, und ihre Produkte bilden eine sog. Scheitelkante, will sagen eine Reihe teilungsfähiger Zellen, welche durch Vermehrung in radialer und tangentialer Richtung erst die Spatel-, dann die Fächerform liefert.

Die Scheitelkante bleibt aber nicht flach, sondern infolge gesteigerten Wachstums auf der Oberseite (welches nach Bitter durch das Licht induziert wird) rollt sie sich bald nach ihrer Entstehung mantelartig ein. Dann gewähren Radialschnitte durch den Rand das Bild der Fig. 433, *3*, welches lebhaft an Farnblätter erinnert. Die von den Randzellen abgeschiedenen Segmente werden nach Nägeli durch eine Wand parallel zur Fläche zerlegt, jedoch ist dieselbe ein wenig exzentrisch nach außen (oben) verschoben (Fig. 433, *4*). Damit ist zunächst die Rinde der Oberseite (*ro* Fig. 433, *3*) gegeben, diejenige der Unterseite (*su* Fig. 433, *5*) wird erst viel später abgetrennt und schließlich kann auch die mittlere Zellschicht in zwei oder mehr Lagen zerfallen.

Taonia Atomaria bildet ebenfalls zunächst einen Zentralknoten. Die aus ihm hervorgehenden Sprosse, welche übrigens kein ausgeprägtes Rhizom bilden, zeigen nur für ganz kurze Zeit eine Scheitelzelle; sie verbreitern sich nach wenigen Teilungen derselben und erhalten damit sofort eine Scheitelkante, in der sich das übliche Randwachstum vollzieht, nicht selten mit dem Unterschiede, daß die Initialen durch schräg gestellte Wände keilförmig erscheinen. Die Gabelung oder mehrfache Zerspaltung des flachen Sprosses erfolgt einfach dadurch, daß einzelne Gruppen von Initialen im Wachstum dauernd gehemmt werden. Der Zentralteil des erwachsenen Thallus ist hier mehrschichtig.

Haliseris (Dictyopteris) polypodioides (Fig. 434) endlich zeigt an den Keimlingen wieder einen „Zentralknoten" mit rhizomartigen Bildungen (Fig. 434, *2*). Dem Knoten entspringen in verschiedener Form die eigentlichen Sprosse, die schon sehr zeitig eine flächenförmige Verbreiterung aufweisen (Fig. 434, *2*). In unserem Fall ist aber nicht das übliche Randwachstum zu verzeichnen, sondern es finden sich, wie Reinke und Kny zeigten, und wie auch Ed. Gruber wieder beobachtete, über dem Ende der Mittelrippe einige wenige Zellen (Fig. 434, *3*), welche man gewöhnlich als Initialen bezeichnet. Sie sind durch ihren Inhalt alsbald kenntlich, und sie

liegen in einer einfachen Reihe, wie aus einer Scheitelansicht (Fig. 434, *4*) leicht zu ersehen ist. Ich glaube, man könnte hier noch besser von Scheitelzellen reden, denn eine einfache Überlegung zeigt, daß die mit *i* und *i'* bezeichneten Elemente die ganz bevorzugt teilungsfähigen sein müssen.

Damit nähert sich die Sache wesentlich den Erscheinungen, die wir für Fucus und Hormosira zu beschreiben haben werden, und an diese Tange erinnert auch der anatomische Aufbau von Haliseris. Die zweischichtige Laubfläche geht in der Mitte in die mehrschichtige Mittelrippe über und diese läßt einen zentralen Teil nebst Rinde leicht erkennen. Auch ein sekundäres Dickenwachstum ist wie bei Fucus an der Basis der

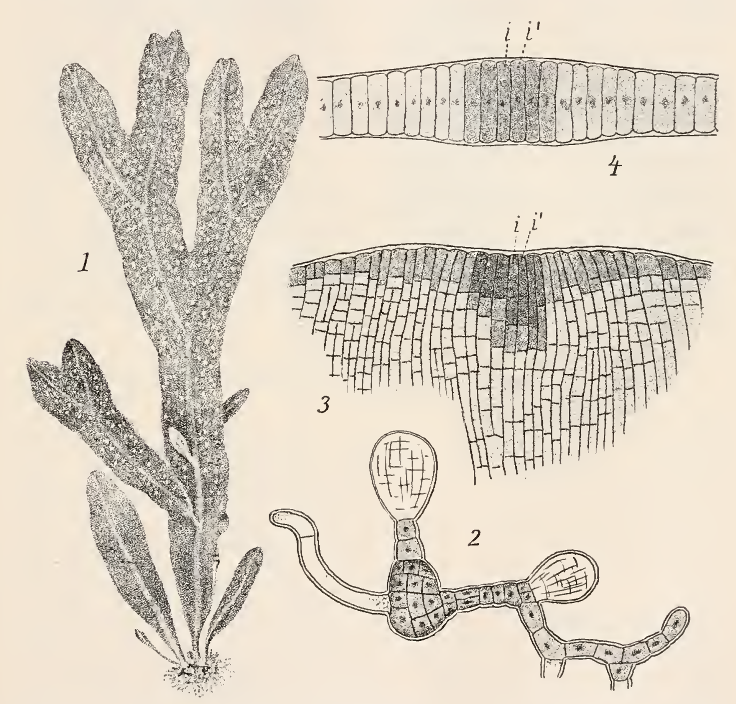


Fig. 434. *Haliseris polypodioides.* *1* Habitusbild, Orig. *2* Keimpflanze n. REINKE. *3* Scheitel von der Fläche gesehen n. dems. *4* Ders. von oben; Präp. GRUBER. *i, i'* Initialen.

Sprosse nachzuweisen; nach JOHNSON spielt es sich ebenso ab wie bei jener Gattung (s. unten).

Die meisten Dictyotaceen bilden farblose oder doch nur schwach gefärbte Haare („Sproßfäden“), welche sich, wie in so vielen Fällen, mit der Beleuchtung vermehren resp. vermindern.

Dictyota und Haliseris haben Haarbüschel, welche mehr oder weniger regelmäßig über den Thallus verteilt sind; bei Padina und Taonia dagegen finden sich Querbinden (Fig. 433), welche dem wachsenden Rand annähernd

parallel verlaufen: Die Haarbänder korrespondieren auf Ober- und Unterseite nicht, sondern alternieren miteinander, sie sind auch meist verschieden entwickelt; die Oberseite pflegt auf Grund stärkerer Beleuchtung bevorzugt zu sein.

Nach Bitter können bei Padina infolge von Kontakt an Stelle der Haare Rhizoiden auftreten, die ja in den unteren Regionen ohnehin reichlich gegeben sind.

Die Haare entstehen als Auswüchse größerer Rindenzellgruppen (Fig. 433, *3*, *5*), und schon Nägeli schildert, wie bei der radialen Streckung der jungen Haare die äußerste Schicht der Mutterzellmembran Cuticulaähnlich abgehoben wird (Fig. 433, *3*, *5*, *cu*). Auch ein Teil der Wandungen, welche die Haare produzierenden Rindenzellen trennten, bleibt in Gestalt dünner Leisten resp. Lamellen an der Cuticula hängen.

Die Zellen der Dictyotaceen haben, soweit bekannt, normale, getüpfelte Wände, welche bei Padina besonders auf der Oberseite mit Kalk mehr oder weniger inkrustiert werden. Im Zentrum der großen Mittelzellen findet sich der Zellkern umgeben von Plasma, das nach allen Richtungen Strahlen gegen den Wandbelag sendet (Fig. 435, *1*, *2*). Die Chromatophoren sind zahlreich, klein, linsenförmig. Nach den Angaben von Hansen sind sie gegen Alkohol empfindlich, sie zerfließen in demselben. Daß diese Organe besonders in den Rindenzellen liegen, bedarf wohl kaum der Erwähnung. Ihre Produkte sind ölartige Substanzen; darüber vergleiche man das Kapitel Assimilation.

Auch über die Kernteilungen und über Centrosomen wolle man den entsprechenden Abschnitt im allgemeinen Teile nachlesen. Mottier untersuchte das.

b) Fortpflanzung.

Als Fortpflanzungsorgane kommen in Betracht: Aplanosporen (Tetra-, Octosporen), Oogonien und Antheridien.

Zur Bildung der Aplanosporen wölben sich Rindenzellen unter Füllung mit dichten Plasmamassen über die Oberfläche der Sprosse vor. Geschieht das von mehreren benachbarten Zellen gleichzeitig, so wird auch eine „Cuticula“ abgehoben, wie bei der Haarbildung. Die vorgewölbte große Zelle gliedert nach unten eine inhaltsarme Basalzelle ab, welche in der Kontinuität der Rinde verbleibt (Fig. 435, *1*), sie selbst aber teilt sich bei den meisten Gattungen in 4, bei Zonaria in 8 Tochterzellen. Zonaria variegata bildet nach Sauvageau an den Küsten von Teneriffa im Dezember und Januar 4, im Februar 8 Sporen in den Sporangien. Wo 4 Sporen gebildet werden, liegen diese genau so wie die Tetrasporen der Florideen (Fig. 435, *1*), welche als cruciatim divisae bezeichnet werden (s. später). Hier wie dort wird dann auch an dieser Stelle eine Reduktionsteilung vollzogen, welche Williams und Mottier eingehend beschrieben. Die Kernteilung, welche der Abtrennung der Basalzelle voraufgehrt, ist eine normale und zeigt 32 Chromosomen. Die erste Mitose aber, welche sich im jungen Sporangium vollzieht, ist eine heterotypische; in ihrem Gefolge treten 16 Chromosomen auf und solche sind natürlich auch der fertigen Spore eigen.

Die Sporen werden nicht durch Membranen von einander getrennt und im nackten Zustand verlassen sie auch durch einen Riß oder eine Öffnung die Mutterzelle, um direkt, ohne Eigenbewegung zu keimen. Bitter u. a. sahen eine Keimung bereits im Sporangium.

Diese letzteren stehen bei allen bekannten Arten auf besonderen Pflanzen und solche zeigen bei allen Teilungen 32 Chromosomen bis zu dem Beginn der Sporenbildung.

Bei Dictyota sind die Sporangien über beide Seiten der Laubfläche zerstreut, bei Padina dagegen entwickeln sie sich in der Regel nur auf der Unterseite, und zwar im Anschluß an die Haarleisten (Fig. 433, *5*) derart, daß zu beiden Seiten einer solchen Sporangien entstehen. Da die Haare häufig — nicht immer — während der Sporangienbildung zugrunde gehen, werden auch äußerlich die sporenbildenden Zonen als braune Doppellinien sichtbar (Fig. 433, *2*). Bei Taonia Atomaria ist wieder der Anschluß an die

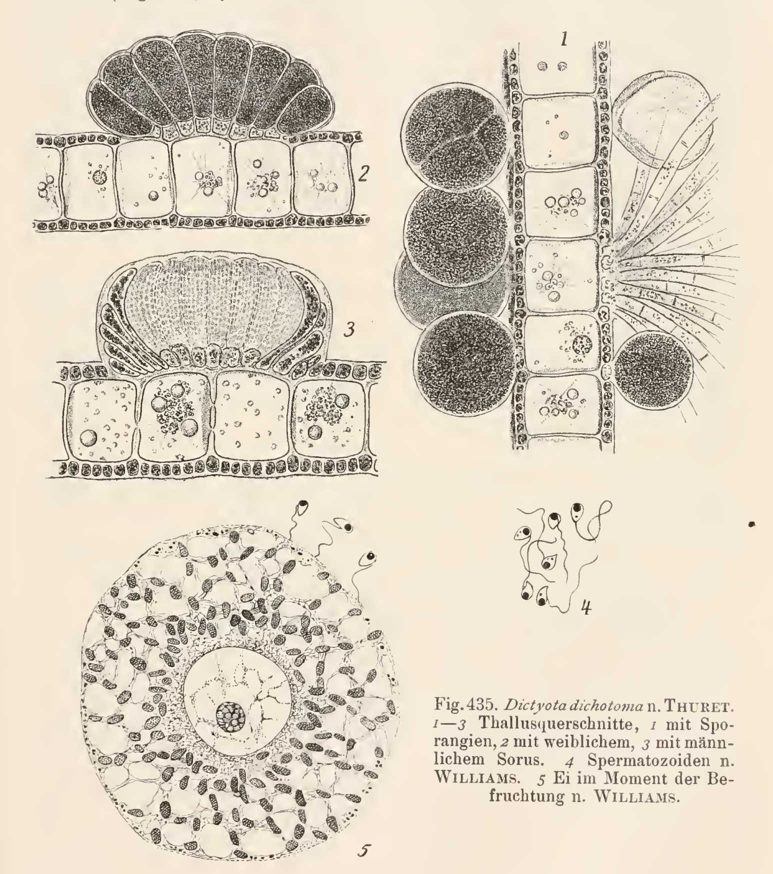


Fig. 435. *Dictyota dichotoma* n. THURET. *1—3* Thallusquerschnitte, *1* mit Sporangien, *2* mit weiblichem, *3* mit männlichem Sorus. *4* Spermatozoiden n. WILLIAMS. *5* Ei im Moment der Befruchtung n. WILLIAMS.

Haarleisten zu erkennen. Sie stehen hier auf beiden Thallusflächen, und da die Haarlinien vielfach zickzackartig verlaufen, geschieht das Gleiche mit den Sporangienlinien. Doch kommen auch Sporangien über die Thallusfläche unregelmäßig zerstreut vor.

Prinzipiell in gleicher Weise bildet Halopteris die Sporangien in kreisförmigen Zonen um die Haarbüschel, deren Orientierung wir oben schilderten. Für Zonaria gilt in der Hauptsache dasselbe.

Die Sexualorgane sind wieder bei Dictyota am besten (durch Thuret und Williams) untersucht. Oogonien und Antheridien stehen bei dieser Gattung auf verschiedenen Individuen. Die Oogonien sitzen in Haufen (Sori) beisammen (Fig. 435 *2*). Zwecks Bildung derselben wölben sich Gruppen von Rindenzellen weit vor, erhalten dichten, dunkelbraunen Inhalt und gliedern schließlich nach unten (innen) eine Basalzelle ab (Fig. 435, *2*). Die Antheridien entstehen ebenso, doch bleiben die äußersten Zellen eines Sorus steril und bilden, wie aus Fig. 435 *3* leicht ersichtlich, eine becherartige Hülle um die eigentlichen Antheridien. Diese besitzen eine Basalzelle wie die Oogonien, stellen aber ihrerseits ein plurilokuläres Sporangium mit sehr zahlreichen und ungemein regelmäßigen Fächern dar (Fig. 435, *3*), welche nur noch sehr schwach gefärbt sind; die Chromatophoren sind offenbar sehr stark reduziert.

Oogonien- wie Antheridienhaufen sind noch von der Cuticula-ähnlichen Membranschicht des Muttersprosses überzogen.

Bei der Bildung der Sexualorgane finden nur normale Mitosen statt, die Zahl der Chromosomen ist stets 16, genau wie in der ganzen Pflanze, welche die Geschlechtszellen produziert.

Padina Pavonia ist im Gegensatze zu Dictyota einhäusig. Die Oogonien bilden wieder, wie die Sporangien, konzentrische Doppelbänder auf der Unterseite der Sprosse neben den Haarleisten, die Antheridien dagegen treten in radiären Reihen, welche die Oogonialzonen markstrahlähnlich durchsetzen, auf den Fächersprossen auf. Die Entstehung der zweierlei Organe stimmt im Prinzip mit derjenigen bei Dictyota überein. Die Oogonien bilden außer der Basalzelle noch eine zweite Stielzelle, Reinke nennt sie nicht unzweckmäßig Ersatzzelle, weil aus ihr nach Entleerung des alten ein neues Oogon hervorgehen kann.

Antheridien (Sauvageau) und Oogonien der Taonia Atomaria bilden Dictyota-ähnliche Sori auf beiden Seiten der Sprosse; solche aber schließen sich in ihrer Entstehung vielfach an die Haarleisten an, speziell weibliche Sori aber fand Reinke auch zerstreut auf der Laubfläche ohne Zusammenhang mit den Haarbildungen. Haliseris zeigt einzeln stehende Oogonien über die Thallusfläche zerstreut, daneben, nach Johnson, ziemlich tief eingesenkte Antheridialsori, besonders in der Nähe der Mittelrippe.

Bezüglich mehrerer der erwähnten Gattungen sei daran erinnert, daß die Fortpflanzungsorgane in ihrer Stellung denen von Encoelieen (S. 111) ähneln.

Nach mancherlei Irrfahrten älterer Beobachter hat Williams die Befruchtungsvorgänge der Dictyotaceen im wesentlichen geklärt. Nach ihm wie nach Hoyt und Lewis werden die Oogonien und Antheridien periodisch entleert, und zwar etwa alle 14 Tage in Zusammenhang mit den Spring- und Nipptiden. Einige Arten machen freilich wohl eine Ausnahme. Die Eizellen (Fig. 435, *5*) sind große nackte Zellen, auf diese stürzen sich oft in ungeheurer Menge, wohl chemisch angezogen, die Spermatozoiden (Fig. 435, *5*) welche einen großen Kern besitzen, seitlich den roten Augenfleck und an diesem eine nach vorn gerichtete Geißel führen. Williams vermutet, das noch eine zweite, ganz kurze, nach rückwärts gerichtete, zu finden sein werde. Die Bewegung wird durch ausgelöst.

Die Befruchtung geht in normaler Weise vor sich. Der Spermakern durchdringt das Plasma und vereinigt sich mit dem Kern des Eies in der üblichen Weise. Der Bau des letzteren ist aus der Fig. 435, *5* ohne weiteres zu ersehen. Schon 9—10 Stunden nach der Befruchtung beginnt der Kern der Zygote sich zu teilen und damit wird die Entwicklung des

Keimlings, der naturgemäß mit 32 Chromosomen diploid ist, in die Wege geleitet.

WILLIAMS vermißte nicht selten die Befruchtung der Eier. Diese können sich trotzdem bis zu einem gewissen Grade weiter entwickeln. Weit freilich kommen die parthenogenetischen Keimlinge nicht, auch die Kernteilungen in ihnen sind unregelmäßig.

Die Pflanzen welche aus den Zygoten hervorgehen, gleichen ganz und gar denjenigen, welche von den Aplanosporen aus gebildet werden; nur sind sie verschieden in ihren Produkten. Aus den Zygoten kommen ungeschlechtliche Individuen, aus den Aplanosporen geschlechtliche, erstere sind diploid, letztere haploid, die Reduktion findet bei der Sporenbildung statt, d. h. Abschluß der ungeschlechtlichen Pflanze. Man hat daraus auf einen Generationswechsel wie bei Moosen und Farnen geschlossen, nur mit dem Unterschiede, daß Sporophyt und Gametophyt einander äußerlich völlig gleichen. Mit dieser Auffassung stimmen HOYTS Befunde überein. Er erzog aus den Sporen nur Geschlechtspflanzen und aus den Zygoten nur ungeschlechtliche.

Die Beobachtungen im Freien stimmen damit freilich nicht ganz überein. WILLIAMS wie SAUVAGEAU fanden an ganz verschiedenen Orten viel mehr Tetrasporen als Geschlechtspflanzen, ja letztere waren bisweilen kaum nachzuweisen.

Wie sich diese Widersprüche aufklären werden, bleibt abzuwarten; ich nehme einstweilen an, daß beide Beobachtungen richtig sind.

Über eine Anzahl von Gattungen, die man fast nur aus den Herbarien kennt, geben AGARDH, KÜTZING, KJELLMAN (natürl. Pflanzenfamilien) Auskunft.

Spatoglossum und Stoechospermum scheinen sich an Taonia anzuschließen, sie wachsen bei dichotomer Verzweigung mit Scheitelkante. Bei Spatoglossum sind die Fortpflanzungsorgane über den Thallus zerstreut, bei Stoechospermum stehen lange Sori den Thallusrändern in zwei Reihen parallel. In den Soris scheinen neben den Oogonien usw. sterile Fäden vorzukommen.

Glossophora ähnelt Dictyota, die Fortpflanzungsorgane aber stehen auf zungenförmigen Papillen, welche sich über die Thallusfläche erheben.

Zonaria (s. auch RICHARDS) bildet teils krustenförmige Gestalten (fast wie Aglaozonia), teils aufrechte Lappen mit Mittelrippe. Der aufrechte Sproß kann mehr oder weniger zerteilt sein und fällt dadurch auf, daß er massenhaft Rhizoiden bildet, welche abwärts wachsend die älteren Teile dicht einhüllen.

Lobospira endlich wächst mit Scheitelzelle, bildet aber Sympodien. Die unteren Achsen werden durch Dickenwachstum stielrund und die seitwärts gedrängten Spitzen rollen sich in den unteren Regionen rankenartig ein.

Literatur.

AGARDH, J. G., Till Algernes Systematik. Nya Bidrag. II. Zonaria. Lund's Univers. Årsskrifter. 1872. 9. V. Dictyoteae. Ebenda, 1881/82. 17.

—, Analecta algologica Cont. I. Act. univers. Lundens. 1892/93. 29.

BITTER, G., Zur Anatomie und Physiologie von Padina Pavonia. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1899. 17, 255.

COHN, F., Über einige Algen von Helgoland. 1865. Rabenhorst's Beitr. Heft 2.

HANSEN, Ad., Über Stoffbildung bei den Meeresalgen. Mitt. der zool. Station Neapel 1893. 11, 255.

HOYT, W. D., Alternation of generations and sexuality in Dictyota dichotoma. Bot. Gaz. 1910. **49**, 55.
—, Periodicity in the production of the sexual cells of Dictyota dichotoma. Ebenda 1907. **43**, 383.
JOHNSON, TH., On the systematic position of the Dictyotaceae with special reference to the genus Dictyopteris Lamour. Journ. Linn. Soc. 1889. **27**, 463.
KNY, L., Über echte und falsche Dichotomie. Sitz. Ber. d. Ges. naturf. Freunde zu Berlin. Bot. Ztg. 1872. **30**, 691.
LEWIS, J. F., Periodicity in Dictyota at Naples. Bot. Gaz. 1910. **50**, 59.
MOTTIER, D. M., Nuclear and Cell Division of Dictyota dichotoma. Ann. of bot. 1900. **14**, 163—193.
NÄGELI, C., Neuere Algensysteme. Zürich. 1847.
REINKE, J., Entwicklungsgeschichtl. Unters. üb. d. Dictyotaceen des Golfs von Neapel. Nova Acta Leopold. 1878. **50**.
—, Ein paar Bemerkungen über das Scheitelwachstum bei Dictyotaceen und Fucaceen. Bot. Ztg. 1877. **35**. — ROSTAFINSKI, Erwiderung. Bot. Ztg. 1877. **35**.
RICHARDS, H. M., Notes on Zonaria variegata Lam. Proc. Am. Acad. Arts a. Sc. Boston 1890. **25**, 83.
SAUVAGEAU, C., Sur les anthéridies du Taonia atomaria. Journ. de bot. 1897. **11**, 86.
—, Observations sur quelques Dictyotacées et sur un Aglaozonia nouveau. Bull. stat. zool. d' Arcachon 1904/5. **7**, 1.
THURET, G., Rech. sur la fécondation des Fucacées et les anthéridies des algues. Ann. des sc. nat. bot. 1855. 4 sér. **3**.
—, Etudes phycologiques 1878.
VINASSA DE REGNY, P. E., Le Dictiote mediterranee. Atti Soc. Tosc. Pisa. Proc. verb. 1892. **8**, 98.
WILLIAMS, J. LLOYD, Mobility of antherozoids of Dictyota and Taonia. Journ. of bot. 1897, 361.
—, Reproduction in Dictyota dichotoma. Annals of Bot. 1898. **12**, 560.
—, Studies in Dictyotaceae. Ebenda, 1904. **18**, 141, 183. Ebenda, 1905. **19**, 531.

7. Fucales.

Die Geschlechtsorgane sitzen in flaschenförmigen Vertiefungen der Rinde (Konzeptakeln). Eier und Spermatozoiden. Ungeschlechtliche Vermehrung fehlt.

1. Durvilleaceae.

Abweichend von älteren Gepflogenheiten versuche ich mit SKOTTSBERG u. a. die Durvillea und ihre Verwandten von den Fucaceen loszulösen. Sie mögen einen Übergang von den Laminariaceen zu den Fucaceen bilden.

Durvillea, in welche Gattung ich hier mit KJELLMAN u. a. Sarcophycus einschließe, besitzt Laminaria-ähnlichen Habitus und Laminaria-gleiche Dimensionen. Sie kommen mit diesen gemengt an den Küsten Feuerlands und Patagoniens vor, kehren aber auch in den australischen Gewässern usw. wieder. Eine große Haftscheibe, welche nach MEYEN bis 5 Zoll breit wird, trägt einen Stiel, welcher oben in eine bald mehr, bald weniger tief fingerförmig geteilte Spreite (Fig. 436) übergeht, deren Finger z. B. bei D. utilis aufgeblasen-gerundet sind. Man würde nun auch ein Laminarienähnliches Wachstum mit interkalarem Vegetationspunkt und event. Laubwechsel annehmen. Indes ist von letzterem nichts bekannt und GRABENDÖRFER zeigte, daß die Pflanze überall gleichmäßig durch einfache Teilung der Rindenzellen zu wachsen vermag, daß ein interkalarer Vegetationspunkt ebenso fehlt wie eine Scheitelzelle. Demgemäß müssen auch die Lappen ganz anders als bei den Laminarien entstehen; sie sind tatsächlich einfache lokale

Auswüchse und entstehen am Rande des „Blattes" als Zäpfchen, die sich besonders an ihrer Spitze verlängern, freilich ohne daß auch hier ein bestimmter Vegetationspunkt sichtbar wird. Nach allem ist also Durvillea eine Parallelbildung zur Laminaria, deren Aufbau aber eine Verwandtschaft nicht zu dokumentieren vermag.

Über die ganze Laubfläche sind Konzeptakeln verteilt, welche denen der sogleich zu besprechenden Fucaceen durchaus ähnlich gebaut sind.

In diesen finden sich die Antheridien und Oogonien, welche denen der Fucaceen in vieler Bezeichnung gleichen, doch sitzen die Oogonien auf verzweigten Fäden (Fig. 437), sie liefern je 4 Eier.

Vielleicht muß hierher Himantothallus und auch Ascoseira gerechnet werden. SKOTTSBERG beschrieb sie, soweit das sein Material zuließ.

Fig. 436. *Durvillea* n. GRABENDÖRFER.

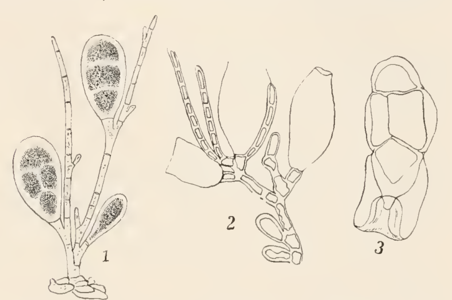


Fig. 437. *Durvillea*. Oogonien n. SKOTTSBESG und WHITTING.

2. Fucaceae.

Die Fucaceen bilden meistens stattliche Formen mit festem Gewebe, welches eine assimilierende Rinde, einen Zentralkörper und zahlreiche Festigungshyphen erkennen läßt. Letztere durchwachsen besonders die unteren Regionen der Sprosse und bilden das Haftorgan, welches entweder scheibenförmig oder krallenartig gestaltet ist.

Das Hauptmerkmal der Fucaceen sind die Konzeptakeln (Scaphidien), d. h. flaschenförmige Vertiefungen der Oberfläche, welche nur mit enger Mündung auswärts endigen (Fig. 454). Sie erzeugen fast sitzende Oogonien und auf gleichen oder getrennten Individuen verzweigte Haarbüschel (Fig. 454) mit Antheridien.

In systematischer Richtung haben AGARDH, ARESCHOUG, HARVEY, HOOKER, KÜTZING, POSTELS und RUPRECHT, DE TONI, SAVAGEAU und viele Floristen unsere Gruppe bearbeitet.

Das Wichtigste über Fortpflanzung und Entwickelungsgeschichte ist in den Arbeiten von THURET nnd OLTMANNS enthalten; ihnen reihen sich an VALIANTE, GRUBER, ROSTAFINSKI, FARMER und WILLIAMS, STRASBURGER, YAMANOUCHI, NIENBURG, GARDNER und viele andere, die wir später nennen, ohne damit hier ihre Mitarbeit am Ganzen leugnen zu wollen.

Die Fucaceen bilden in fast allen Meeren wald- oder buschartige Bestände; neben den Laminarien stellen sie, besonders in nordischen Regionen, die Hauptmasse der Algen, welche der ganzen Vegetation das Gepräge aufdrückt. Die Fucaceen lieben die Oberfläche. Wo Ebbe und Flut wechseln, wo nur irgend festes Substrat einen Ankerplatz gewährt, erscheinen die charakteristischen Fucaceengürtel, welche bei Niedrigwasser frei liegen. In dieser Weise tritt Fucus selber in der Nordsee und an fast allen atlantischen Küsten auf; zu ihm gesellen sich vielfach Ascophyllum, Himanthalia, Pelvetia u. a. Letztere steigt gern über die höchste Wassermarke empor und lebt von Spritzwasser.

Schon im Norden zeigt Halidrys Neigung in etwas größerer Tiefe, vom Wechsel der Gezeiten wenig berührt, Einzelbüsche zu bilden. Sie teilt diese Eigenart mit ihren südlicheren Vettern Cystosira, Sargassum u. a. Tatsächlich kommt wohl kaum irgendwo in tropischen und subtropischen Meeren ein Fucaceengürtel zustande, immer sind es, wie im Mittelmeer, lockere Bestände einzelner stark buschiger Pflanzen, welche dem Beschauer entgegentreten.

Wie die fucaceenreichen australischen, neuseeländischen usw. Küsten sich in dieser Beziehung verhalten, übersehe ich nicht ganz; sicher ist nur, daß dort eine relativ große Zahl verschiedener Gattungen in mannigfaltiger Ausgestaltung auftritt, so: Hormosira, Notheia, Scaberia, Cystophora, Marginaria, Scytothalia, Seiroccocus usw.

Alle Fucaceen bewohnen das Meer, in reinem Süßwasser finden sie sich nicht, wohl aber wandern sie in das Brackwasser ziemlich weit ein. Beherbergt doch die salzarme östliche Ostsee immer noch Fucus vesiculosus, allerdings nicht selten in sehr zarten Standortsformen.

Daß so große, schwimmfähige Algen durch Strömungen verschleppt werden, ist kein Wunder, so sehen wir z. B. Ascophyllum nodosum in die Ostsee vertrieben und dann in der seltsamen forma scorpioides auftreten, deren Vorkommen Reinke geschildert hat. Die abgerissenen Stücke liegen, ohne sich festzusetzen, auf dem Boden stiller Buchten und vermehren sich rein vegativ nur durch Zerbrechen und nachfolgendes Wachstum. Ab gerissene und vom Strome fortgeführte Sprosse von Sargassum bevölkern das Sargassomeer, von welchem später noch die Rede sein soll. Hier sei nur bemerkt, daß auch an diesen Pflanzen ein völlig normales Wachstum nicht wahrgenommen wurde.

a) Gliederung der Familie.

Wir gliedern im folgenden die Fucaceen nach ihren Vegetationsorganen in die unerläßlichen Unterabteilungen. Das kann genau so beanstandet werden wie bei den Ectocarpales, Sphacelariales usw.; es sollten auch hier die Geschlechtsorgane den Ausschlag geben. Allein wir sind mit der vergleichenden Erforschung dieser Bildungen immer noch nicht weit genug und so wäre es doch wohl bedenklich, wenn wir z. B. alle Formen zusammen schlössen, welche ein Ei im Oogon entwickelt. Daraufhin darf man doch wohl Himanthalia und die Cystosiren und Sargassen nicht zusammenwerfen. Ich legte bei Charakterisierung der Gruppen einiges Gewicht auf die Form der Scheitelzelle; das hat Murray beanstandet. Deshalb möchte ich betonen, daß auch ich dies Merkmal nicht für ein absolut konstantes halte, allein bei den Fucaceen spiegelt sich, wie in so manchen anderen Fällen, die Art des Gesamtwachstums in der Scheitelzelle wieder

Beides (Scheitel und Gesamtaufbau) sind Korrelate, und insofern halte ich mich für berechtigt, immer wieder auf die Scheitelzellen zurückzugreifen.

Wir unterscheiden nun am besten folgende Gruppen:

Anomalae. Hormosira, Notheia. Kleine, vielleicht reduzierte Formen. Hormosira mit rosenkranzförmig aneinander gereihten, blasig aufgetriebenen Gliedern, dichotom verzweigt. Notheia mit seitlicher Verzweigung und dünnen Sprossen. Hormosira hat vier, Notheia drei Scheitelzellen; erstere führt vier, letztere acht Eier im Oogon.

Fuco-Ascophylleae mit Fucus, Pelvetia, Xiphophora, Myriodesma, Ascophyllum, Axillaria, Seirococcus, Scytothalia, Phyllospora, Marginaria. Thallus abgeflacht, meist breit, immer in einer Ebene verzweigt, und zwar die Hauptsprosse dichtotom, bei manchen Gattungen die Nebensprosse seitlich. Alle älteren Sprosse mit einer eigenartigen vierseitigen Scheitelzelle. Im Oogon typisch acht Eier, jedoch ist diese Zahl bei vielen Gattungen reduziert. Konzeptakeln meistens an den Spitzen der Hauptsprosse oder in modifizierten Seitensprossen (Kurztrieben, Sexualsprossen).

Loriformes. Himanthalia. Lang riemenförmiger Thallus mit dreiseitiger Scheitelzelle, in einer Ebene dichotom verzweigt. Konzeptakeln über die ganzen Riemen verteilt; frei davon ist nur die becherförmig erweiterte Basis. Ein Ei.

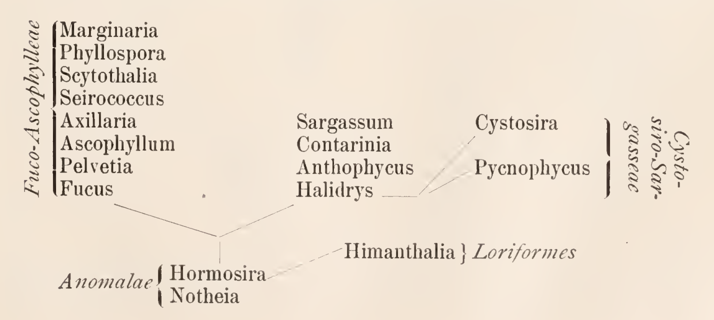
Cystosiro-Sargasseae. Die Vertreter dieser Gruppe wachsen ständig mit dreiseitiger Scheitelzelle. Verzweigung stets reichlich, Konzeptakeln in den Spitzen der Langtriebe oder auf besonderen Kurztrieben. Ein Ei im Oogon.

α) Bilaterale Formen: Halidrys, Bifurcaria, Carpoglossum, Platythalia, Platylobium.

β) Radiäre Gattungen: Landsburgia, Cystosira, Cystophyllum, Coccophora, Cystophora.

γ) Bilaterale und radiäre Formen, deren vielfach spezifisch entwickelte Fruchtsprosse an der Basis mindestens einen charakteristischen, assimilierenden Flachsproß bilden: Anthophycus, Carpoglossum, Contarinia, Pterocaulon, Sargassum, Turbinaria.

Eine Übersicht der Verwandtschaften mag nachfolgendes Schema geben:



Vegetationsorgane.

Wir behandeln zunächst die vegetativen, dann die Fortpflanzungsorgane; dabei müssen naturgemäß diejenigen Gruppen in den Vordergrund gestellt werden, welche zwar nicht die phylogenetisch ältesten Formen wohl aber die best untersuchten sind.

Fuco-Ascophylleae.

Die Oosporen des Fucus (Fig. 438) keimen sehr bald nach der Befruchtung. Zunächst sichtbar wird an dem kugeligen Körper eine papillenartige Vorstülpung als Anlage des ersten Rhizoids. Dieses besorgt alsbald die Festheftung und wird dabei unterstützt von den äußersten Membranschichten, welche stark verschleimen. Das ist auch später (Fig. 438, *1*) noch erkennbar.

Mit der Anlage des Rhizoids ist auch die Polarität der Pflanze gegeben, und Rosenvinge zeigte für Pelvetia, Ascophyllum, Fucus, Winkler für Cystosira, Kniep wieder für Fucus, daß in erster Linie das Licht dieselbe induziert, indem die stärker beleuchtete Seite zum Sproßpol, die schwächer beleuchtete zum Wurzelpol wird. Winkler fand, daß die Polarität schon durch eine Belichtung von 4 Stunden bei Cystosira induziert werden kann. Die Keimung erfolgt freilich erst nach 16—18 Stunden. Fucus, den Kniep in dieser Beziehung eingehend untersuchte, keimt auch nach etwa 17 Stunden. Die Polarität wird in der 12. und 13. Stunde nach der Befruchtung des Ei's festgelegt; von der Beleuchtung, welche die Zygote in dieser Zeit erfährt, ist die Lage von Wurzel und Sproß abhängig. Während der ersten 11 Stunden des Lebens ist die Einwirkung von außen ohne Bedeutung. Nach Farmer und Williams wie auch nach Kniep beginnt die Kernteilung in den Keimlingen erst, nachdem die Wurzelpapille bereits vorgewölbt war. Die Spindel stellt sich mit einem Pol gegen die Basis, mit dem anderen gegen den Scheitel der jungen Pflanze. Diese Erscheinung ist aber durchaus sekundär. Die senkrecht zur Spindel auftretende erste Wand scheidet dann natürlich Sproß und Wurzel.

Dieser ersten folgen rasch weitere Teilungen, der Keimling zerfällt so in zahlreiche Zellen (Fig. 438, *2*, *3*), vermehrt seine Wurzelhaare und erlangt etwa Keulenform; außerdem erhält er auf seinem Scheitel eine Vertiefung, aus welcher lange Haare hervorwachsen (Fig. 438, *2*, *3*).

Bis zu diesem Punkt besitzt der junge Fucus völlig kreisrunden Querschnitt, er behält denselben an seiner Basis auch bei, an der Spitze aber macht sich späterhin eine Verbreiterung und eine Abflachung bemerkbar (Fig. 438, *3*); bald wird eine Mittelrippe sichtbar und kurz darauf beginnen auch schon, in Verbindung mit einer laubartigen Verbreiterung des Ganzen, die für unseren Tang so charakteristischen Dichotomien (Fig. 438, *4*). Diese führen endlich zur Ausbildung eines oft mehrere Fuß langen reich verzweigten Sproßsystems, das nun freilich seinen Gabelhabitus nicht immer beibehält; durch abwechselnde Verdrängung eines Gabelsprosses entstehen Sympodien mit fast gleichmäßig durchlaufender Mittelrippe (Fig. 438, *4*).

Bei vielen Fucusarten entstehen seitlich von der Mittelrippe durch Trennung der mittleren Gewebeschichten Schwimmblasen.

Die Konzeptakeln bilden sich auf scharf umschriebenen Stellen (Fig. 438, *4*) an den Enden der seitwärts geschobenen Gabeläste. Diese sistieren damit, oft unter starker Aufschwellung, ihr Wachstum. An der Basis der Fucussprosse pflegt später das Gewebe beiderseits der Mittelrippe zugrunde zu gehen (Fig. 438, *4*). Dort setzt dann ein sekundäres Dickenwachstum ein, außerdem brechen zahlreiche Hyphen, von denen später noch

eingehender gehandelt werden soll, hervor und bilden unter Verschlingung miteinander nicht bloß eine Haftscheibe, sondern dienen auch als Festigungsmittel, welches die Pflanze gegen das Zerreißen in der Brandung sichert.

Pelvetia ist erheblich kleiner als Fucus, sie hat im wesentlichen seinen Wachstumsmodus, nur ist eine Mittelrippe nicht sichtbar, statt dessen erscheinen die einzelnen Bänder des Thallus rinnenartig gerollt.

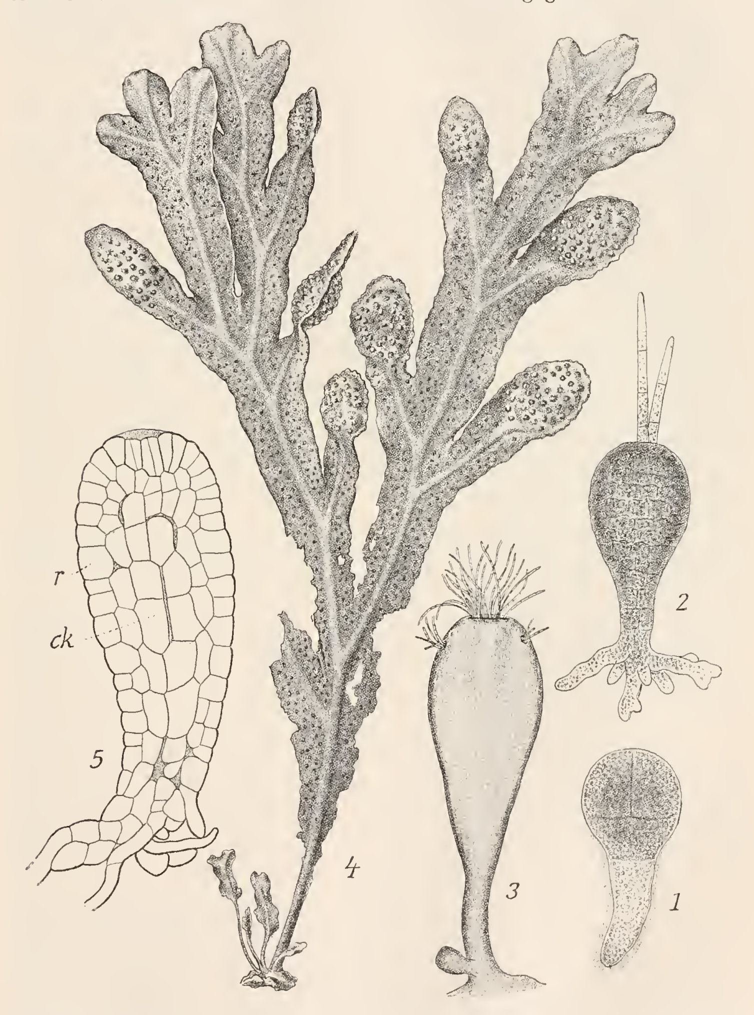


Fig. 438 n. Thuret u. Oltmanns. *1*, *2* junge Keimpflanzen von *Fucus vesiculosus*. *3* Keimling mit beginnender Rippenbildung von *Fucue vesiculosus*. *4* *Fucus platycarpus*. Habitusbild. *5* Keimling im Längsschnitt. *ck* Zentralkörper, *r* Rinde.

In den jüngsten Keimpflanzen von Fucus ist, wie wir sahen, die erste Wand als Querwand fest bestimmt, die folgenden variieren, wie ich zeigte, mannigfach; das erörtern wir nicht, sondern betrachten gleich zwecks Orientierung über die Gewebebildung den Längsschnitt eines zylindrisch-keuligen Keimlings, wie ihn Fig. 438, *5* wiedergibt.

Wir unterscheiden auch hier wieder unschwer einen Zentralkörper und eine Rinde; wenn wir dann unsere Figur mit dem, was wir bei Laminaria erörterten, vergleichen, so ist kein Zweifel, daß die äußerste Rindenschicht wiederum durch Teilung in verschiedenen Richtungen das Gewebe des Zentralkörpers vermehrt.

Doch wir wenden unsere Aufmerksamkeit zuerst dem Scheitel zu.

Recht junge Pflänzchen lassen bereits eine schwache Einstülpung (Fig. 438, *5*) erkennen. Aus dieser geht später durch gesteigertes Wachstum peripherer Zellen eine ziemlich tiefe Grube hervor, welche, wie ich zeigte, an ihrem Grunde eine dreiseitige Scheitelzelle (Fig. 439, *1*) aufweist. Dieselbe unterscheidet sich auf dem Querschnitt in nichts von den Scheitelzellen der Moose und Farne, auf dem Längsschnitt aber gleicht sie annähernd einer bikonvexen Linse; die Segmente werden schalenartig von ihr abgegliedert. Nachdem ein Segment sich in einige Zellen zerlegt hat, stülpt sich die oberste von diesen vor und wächst zu einem Haar aus (*h* Fig. 439, *1*), das dann — mit basalem Vegetationspunkte begabt — weit aus der Scheitelgrube hervorwächst. Die dreiseitige Scheitelzelle bleibt aber nicht erhalten, sie geht, wenn der jugendliche Sproß sich abflacht, in eine vierseitige über, welche für die Fucaceen charakteristisch ist. Hand in Hand damit wird die ursprünglich runde Scheitelgrube in einen Spalt übergeführt, welcher, der Thallusfläche parallel, in den Scheitel einschneidet. Er ist durch lippenartige Wülste ziemlich weit geschlossen, schützt also zweifellos die Scheitelzelle recht gut; er ist außerdem mit Schleim gefüllt.

Die Form der Scheitelzelle wird aus dem Schema (Fig. 439a) wohl am leichtesten klar. Wir haben es mit einer vierseitigen, abgestumpften Pyramide zu tun, welche durch Wand *1* zunächst ein Basalsegment nach innen (unten) abgliedert, dann folgen rechts und links die Wände *2* resp. *3*, welche zwei „Flächen“-segmente herstellen, und endlich liefert die Wand *4* ein „Rand“-segment, dem eventuell weitere durch Wände parallel zu *4* folgen können. Die Flächensegmente pflegen schmäler zu sein als die Randsegmente, deshalb ist die Scheitelzelle nach den beiden Hauptrichtungen hin nicht völlig gleich.

Aus den oben gewählten Bezeichnungen ist nun schon ersichtlich, wie die Scheitelzelle orientiert ist, das geht auch aus den Schnitten der Fig. 439 hervor, die nunmehr ohne weiteres verständlich sein dürften. Fig. 439, *2* ist unschwer erkennbar als Längsschnitt senkrecht zur Thallusfläche und zum Scheitelspalt, Fig. 439. *3* ist den beiden letzten parallel geführt und Fig. 439, *4* ist ein Querschnitt durch den Scheitel, *rs* ist ein Randsegment der Scheitelzelle *v*, *fls* ein Flächensegment derselben.

Die Figuren zeigen außerdem noch, daß Teile der Segmente auch hier wieder Haare bilden. Dies scheint aber nur noch bei jungen Pflanzen der Fall zu sein, bei älteren werden die Haare gewöhnlich am Scheitel vermißt.

Soll nun in einer Spitze Dichotomie eintreten, so funktioniert einfach das zuletzt abgeschiedene Randsegment als neue Scheitelzelle; *rs* in Fig. 439, *3*, *4* könnte sehr wohl eine solche darstellen. Indem diese beiden Scheitelzellen neue Segmente abgliedern, entsteht eine ganze Reihe von relativ großen, inhaltsreichen Zellen, unter welchen die Scheitelzellen nur

Fig. 439. *Fucus vesiculosus* n. OLTMANNS. *1* medianer Längsschnitt durch einen noch runden Keimling. *2* Längsschnitt senkrecht zur Fläche einer älteren Keimpflanze. *3* Ders. parallel zur Fläche. *4* Querschnitt durch den Scheitel etwa bei *q* Fig. 439, *2*, *3*, *v* Scheitelzelle, *h* Haare, *rs* Randsegment, *fls* Flächensegment.

mit Mühe erkannt werden können. Erst wenn die Randsegmente in kleinere Zellen zerlegt sind, werden die Scheitelzellen wieder deutlicher.

Die hier zuletzt erwähnten Tatsachen waren für ROSTAFINSKI die Veranlassung, für Fucus eine Mehrzahl von Initialen anzunehmen; indes konnte ich zeigen, daß tatsächlich nur eine Scheitelzelle gegeben ist. Zu demselben Resultat kam wohl ein wenig früher als ich WOODWORTH; ich kannte aber damals seine Arbeit nicht.

Für Pelvetia hatte schon vor ROSTAFINSKI KNY eine einzige, etwas variable Scheitelzelle gefunden, die auch ich wieder beobachtete. Ohne die Literatur zu berücksichtigen, hat HOLTZ sie nochmals beschrieben.

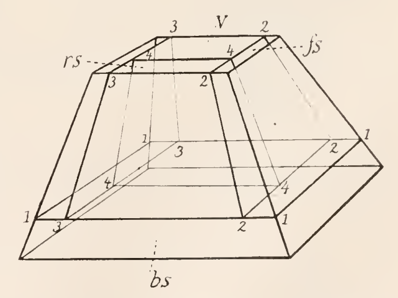


Fig. 439 a. Schema einer *Fucus*-Scheitelzelle. *v* Scheitelzelle, *bs* Basalsegment, *fs* Flächensegment, *rs* Randsegment.

An Fucus und Pelvetia reiht sich außer Xiphophora (s. BARTON) und Myriodesma (s. MURRAY) Ascophyllum. Wir haben es hier mit dichotom

verzweigten Langtrieben zu tun, welche ihrerseits wieder, meist in büscheliger Anordnung, Kurztriebe in Randspalten tragen (Fig. 440, *1*, *2*), die schon MAGNUS beschrieb. Die Kurztriebe führen (in den oberen Regionen der älteren Pflanzen) an den aufgetriebenen Spitzen Konzeptakeln (Fig. 440, *3*); einzelne können zu Langtrieben auswachsen, und das ist die Regel bei denjenigen, welche zuerst an der Basis junger Pflanzen erzeugt werden (Fig. 440, *1*).

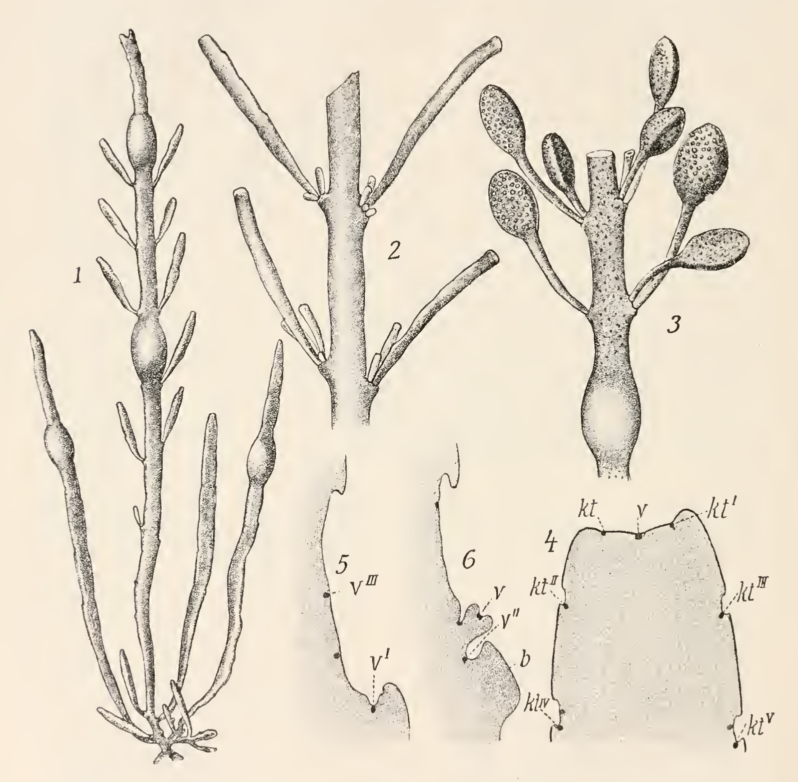


Fig. 440. *Ascophyllum nodosum* n. OLTMANNS. *1* junge Pflanze. *2* Stück eines Langtriebes mit büschelig gehäuften Kurztrieben. *3* Dass. mit Fruchtsprossen. *4* Scheitel einer jungen Pflanze. *5*, *6* Randgruben resp. Spalten mit Scheitelzellen und daraus erwachsenden Kurztrieben. *v*, *v^I—III* Scheitelzellen, *kt*, *kt^I—V* Gruben für die Kurztriebe.

Die jüngsten bekannten Keimlinge des Ascophyllum gleichen denen von Fucus.

Die Hauptsprosse besitzen im Alter dieselben vierseitigen Scheitelzellen wie diese, und die dichotome Verzweigung spielt sich ebenfalls in derselben Weise wie dort ab. Wenn man aber die Scheitelgruben auf Schnitten parallel zur Thallusfläche genau mustert, so ergibt sich, daß in derselben vierseitige Scheitelzellen nicht bloß durch Dichotomie entstehen und dann voneinander fortrücken, sondern man kann auch feststellen, daß k l e i n e r e

Teile der Segmente, welche von ihrer Scheitelzelle schon ziemlich weit entfernt liegen (bei *kt*, Fig. 440, *4*), sich zu neuen vierseitigen Scheitelzellen entwickeln. Der Vorgang erinnert u. a. an Equisetum, bei welchem ja auch ziemlich weit von der Hauptscheitelzelle entfernt neue Organe dieser Art aus den Segmentteilen herausgeschnitten werden. Die Entstehung der letztgenannten Scheitelzellen von Ascophyllum ist natürlich eine seitliche, sie leitet auch die seitliche Verzweigung ein — freilich mit einigen Komplikationen. Schon in Fig. 440, *4* bei kt^{I} sieht man, daß die „kleinen" Scheitelzellen — nennen wir sie sekundäre — in einer schwachen Vertiefung liegen. Wächst jetzt der Sproß weiter, so werden jene Vertiefungen verstärkt und gleichzeitig wird das Grübchen, welches eine solche sekundäre Scheitelzelle auf seinem Grunde trägt, aus der Scheitelspalte heraus, außen auf die scharfe Kante des Sprosses geschoben (kt^{II} Fig. 440, *4*). Eine junge Pflanze oder der Oberteil eines wachsenden Sprosses trägt also außer der Scheitelspalte auf seinem Rand eine Anzahl sekundärer Gruben, welche nicht genau alternieren, aber auch nicht genau opponiert sind.

Die in den untersten Gruben eines Keimlings vorhandenen Scheitelzellen können, wie schon oben angedeutet, direkt zu einem Seitensproß auswachsen, in den oberen Regionen älterer Sprosse aber teilt sich die eine sekundäre Scheitelzelle in einer Randgrube mehrfach, und so liegen in dieser letzteren, die sich allmählich schlitzartig gestaltet, zwölf und mehr Scheitelzellen, von denen Fig. 440, *5* einen Teil andeutet. Zunächst wächst nur eine derselben zum Kurztrieb heran (Fig. 440, *6*), doch folgen bald mehrere und so entsteht ein Büschel verschieden alter Organe gleichen Namens (Fig. 440, *2*), welche endlich, wie schon erwähnt, meistens an der Spitze Konzeptakeln produzieren. Verlorene Kurztriebe können nach dem Gesagten leicht und weitgehend durch andere aus den Randspalten ersetzt werden. — Alle in diesen liegenden Scheitelzellen werden ohnehin niemals verwendet, ein ruhender Rest bleibt immer übrig, schon deswegen, weil die austreibenden Sprosse neue Scheitelzellen produzieren, welche an ihrer Basis liegen bleiben (v^{II} Fig. 440, *6*).

Auch an den unter abnormen Bedingungen lebenden Formen des Ascophyllum nodosum, wie A. scorpioides und A. Mackayi, sind noch die gleichen Strukturverhältnisse sichtbar, immerhin scheint mir bei der letzteren Form die Zweigbildung aus Gruben in den Vordergrund zu treten, während bei der ersten die dichotome neben der anderen ihre Rechte fordert.

Wie ich und später Ed. Gruber gezeigt haben, erschließen nun die bei Ascophyllum beobachteten Prozesse das Verständnis für eine nennenswerte Zahl anderer Formen: Seirococcus axillaris stellt wiederum flache Sprosse mit breiten Seitenauszweigungen dar, welche wir Blätter nennen wollen (Fig. 441, *1*, *2*, *bl*). Kleine, aber recht zahlreiche Fruchtsprosse stehen sowohl an dem Innenrande der Blätter, als auch auf der Kante des Hauptsprosses (Fig. 441, *1*). An letzterer Stelle brechen auch häufig größere Sprosse (Fig. 441, *1*) hervor. Denken wir uns die basale Region (*b* Fig. 440, *6*) der Randspalten von Ascophyllum lang vorgezogen, so haben wir im wesentlichen das Bild des Seirococcus und damit die Verbindung zwischen beiden Gattungen.

Die Entwicklungsgeschichte beweist die Richtigkeit dieser Auffassung. Die vierseitige Scheitelzelle liegt in einer Einbuchtung der Spitze (Fig. 441, *3*, bei *v*). Sie gliedert rechts und links randsichtige Segmente ab, welche rasch zu selbständigen Scheitelzellen werden und von der Mutterzelle fortrücken (v^{I} Fig. 441, *3*). Zwischen beiden entstehen hier wie überall normale Rindenzellen (*r*); diese aber bleiben noch weiter teilungsfähig, und wenn

die sekundären Scheitelzellen (z. B. v^{III}) etwas von der Mutterzelle fortgerückt sind, entwickelt sich die Rinde zu einem Höcker (*bl* Fig. 441, *3*), welcher endlich (Fig. 441, *2*) zu jenem Organe wird, das wir oben Blatt nannten. Ich denke, Fig. 441, *2* zeigt die Sache hinreichend; die Blätter werden genau abwechselnd auf beiden Kanten gebildet.

Wenn ich in diesem Falle das Wort Blatt anwende, so geschieht das, weil die fraglichen Organe niemals im Leben eine Scheitelzelle besitzen.

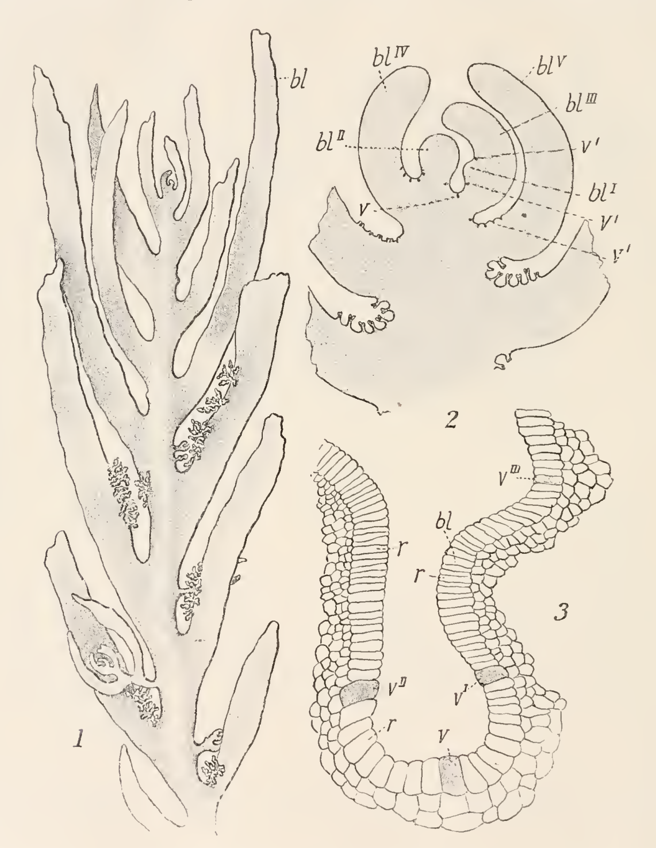


Fig. 441. *Seirococcus axillaris* n. Ed. GRUBER. *1* oberes Ende eines Langtriebes. *2* Schema der Sproßspitze. *3* Längsschnitt durch die Scheitelgrube parallel zur Fläche. v, v^{I-III} Scheitelzellen. *bl* Blätter, *r* Rinde.

das unterscheidet sie scharf von den Achsengebilden unserer Gattung. Aus dem gleichen Grunde darf man sie auch nicht mit den später zu besprechenden Flachsprossen der Sargasseen vergleichen.

Es versteht sich von selbst, daß die seitlichen Scheitelzellen in derjenigen Region liegen, welche man Blattachsel taufen darf. Es hat aber

nicht mit einer Scheitelzelle in der letzteren sein Bewenden, vielmehr teilt sich dieselbe wiederholt, es entsteht eine ganze Serie von solchen, und sie werden dann auch in Grübchen versenkt, bis sie meist zu fruchtenden Sprossen auswachsen.

Die mannigfachen Wachstumsprozesse, welche sich in den Blattachseln abspielen, lassen die Scheitelzellen bald mehr auf die Basis des Blattes, bald mehr auf den Rand des Thallus hinaufrücken.

Eine Dichotomie, wie bei Ascophyllum, ist bei Seirococcus nicht beobachtet worden. Seitenzweige entstehen, wie aus Fig. 441, *1* ersichtlich, vom Rande der Hauptsprosse aus irgend einer der dort liegenden Scheitelzellen.

Axillaria, Scythothalia, Cystophora, Marginaria, Phyllospora, sind auf Grund der an obigen Gattungen gemachten Erfahrungen leicht verständlich, man vergleiche Gruber, Skottsberg u. a.

Cystosiro-Sargasseae.

Als einfachsten Typus dieser Gruppe darf man wohl Halidrys betrachten, obwohl auch hier nicht fest steht, ob er der ursprüngliche ist.

Halidrys siliquosa bildet große, meist in einer Ebene verzweigte Büsche. Die einzelnen Sprosse sind ein wenig flachgedrückt, die Seitenzweige stehen auf der Kante der Hauptsprosse unregelmäßig alternierend (Fig. 442, *1*). Einige derselben, welche indes im voraus kaum bestimmt sind, werden zu Langtrieben, andere stellen Kurztriebe oder gar nur Zähne ohne merkliche Funktion dar, wieder andere Seitensprosse tragen Konzeptakeln (Fig. 442, *1 fspr*), und endlich werden zahlreiche derselben zu den schotenförmigen Schwimmblasen (*lbl*), auf die wir unten zurückkommen. Dieselben sind quer-gekammert, doch tritt das an frischen Exemplaren, nach welchen auch Fig. 442 gezeichnet wurde, sehr wenig hervor.

Alle Verzweigungen der Halidrys gehen aus von einer dreiseitigen Scheitelzelle (Fig. 450), welche auf dem Grunde einer schleimerfüllten Grube resp. eines ziemlich tiefen Kanales liegt. Die Scheitelzelle bildet abwechselnd nach rechts und links neue gleichnamige Organe. Einzelheiten darüber sollen unten folgen.

Der Halidrys siliquosa gegenüber hat H. osmundacea relativ breite Sprosse mit Mittelrippen, und insofern leitet sie hinüber zu Carpoglossum, Plathythalia u. a., die durch Vergleichung mit Halidrys sehr leicht verständlich werden, weswegen ich auf die Originalarbeiten verweise.

In ziemlich naher Beziehung zu Halidrys steht auch eine der wenigen rhizombildenden Fucaceen (auch Cystosira crinita scheint solche zu haben), nämlich Bifurcaria (Pycnophycus) tuberculata. Scheinbar gabelig verzweigte — der Floridee Furcellaria nicht unähnliche — vertikale Sprosse (Fig. 443, *1*) erheben sich von einem knorrig-unregelmäßigen Wurzelstock (Fig. 443, *2*) welcher dem Substrat aufliegt und sich mit ihm durch Haftscheiben verbindet.

Die Wachstumsweise der Pycnophycus-Rhizome ist vielleicht am einfachsten verständlich, wenn wir uns denken, daß der in Fig. 442 gezeichnete Halidryssproß horizontal auf das Substrat gelegt sei. Ein großer Teil der wachsenden Spitzen würde unter mäßiger Aufwärtskrümmung kugelig oder unregelmäßig knorrig aufschwellen und rhizomartig weiter wachsen (*rh'* Fig. 443, *2*), ein kleinerer Teil aber würde sich scharf aufrichten und zu Langtrieben (*ltr* Fig. 443, *2*) werden. Daß der Vergleich mit Halidrys zulässig ist, lehrt eine Betrachtung der Scheitel.

Die knorrigen Rhizomspitzen enthalten tiefe Scheitelgruben (Fig. 443, *4*), und diese beherbergen Scheitelzellen genau von der Form, welche wir bei Halidrys kennen. Letztere sondern abwechselnd rechts und links ein Glied ab



Fig. 442. *Halidrys siliquosa*. Orig. *1* Stück eines Sprosses in natürlicher Größe. *2* Spitze desselben; etwas vergrößert. *lbl* Schwimmblasen, *fspr* Fruchtsprosse.

(Fig. 443, *3*); das ließ sich unschwer erkennen. Äußerlich freilich tritt die Sache nicht so scharf hervor, weil die Scheitelgruben mitsamt den sie tragenden Sproßenden meist recht unregelmäßig wachsen.

Von den in Fig. 443, *3* gezeichneten Scheitelzellen setzen die meisten das Rhizom fort, einzelne, z. B. v^{II}, aber werden zu Langtrieben. Die Verzweigung der letzteren ist an sich eine seitliche, der Gabelhabitus ist sekundär.

Alle vertikalen Sproßenden tragen Konzeptakeln, und wenn ich richtig orientiert bin, sterben sie nach der „Fruchtreife" ab. Das Rhizom bildet dann neue aufrechte Äste.

Den bislang erwähnten bilateralen Formen stehen die radiären Cystosireen gegenüber; unter ihnen mag als einfachste Form zunächst Landsburgia quercifolia erwähnt sein (Fig. 444), welche eigentlich nur eine radiäre Halidrys darstellt. Die gestreckten Achsen produzieren in $^2/_5$-Stellung Seitensprosse, welche zum kleineren Teile Langtriebe werden; zum größeren Teile stellen sie vegetative Kurztriebe von Blattform dar. Vermutlich gegen das Ende der Vegetationsperiode werden, wie bei Halidrys, Sexualsprosse (*fspr* Fig. 444) gebildet, welche von den vegetativen Kurztrieben kaum abweichen, höchstens ein wenig kleiner sind.

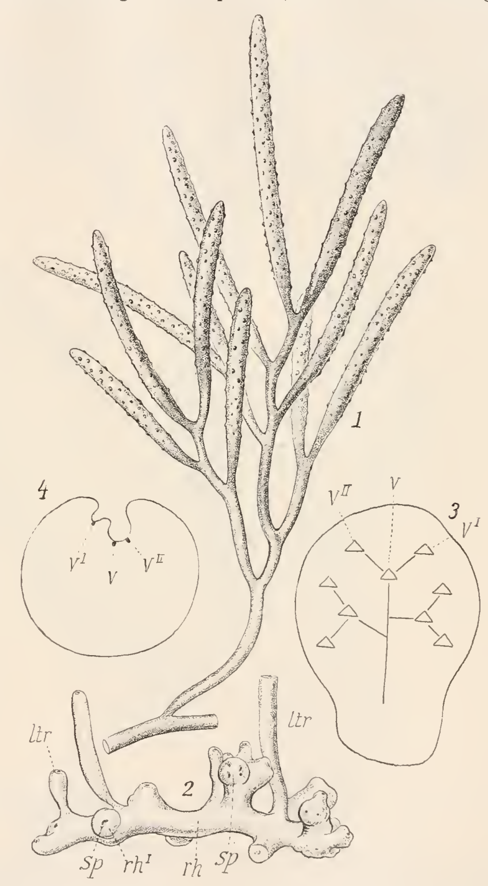


Fig. 443. *Pycnophycus tuberculatus* n. THURET u. Ed. GRUBER. *1* Stück eines aufrechten Sprosses. *2* Rhizom. *3* Schnitt durch das Ende eines Rhizoms (schematisiert). *4* Längsschnitt durch eine Scheitelgrube; die Scheitelzelle *v* hat sukzessive v^I und v^{II} gebildet, *v* Scheitelzellen, *sp* Scheitelspalten, *rh* Rhizom, *rh'* Rhizomäste, *ltr* Langtriebe.

Einen von dieser Pflanze weit abweichenden Habitus gewinnt Cystosira (Fig. 445, *4*) dadurch, daß ihr Hauptstamm kurz bleibt und von den Nebenästen weit überragt wird. Im übrigen ist die Entstehung der Seitenzweige durchaus nicht so verschieden von der bei Landsburgia, wie man glauben möchte.

Nach VALIANTE, welcher die Cystosiren genau studierte, verlaufen die ersten Teilungen der Oospore in dieser Gattung im wesentlichen so wie bei Fucus, nur werden hier gleichzeitig zahlreiche primäre Rhizoiden gebildet.

Auch hier resultiert ein blattförmig verbreiterter Sproß (Fig. 445, *1*). Derselbe verzweigt sich aber zunächst nicht an seiner Spitze, er bildet vielmehr auf einer flachen Seite „adventiv" einen neuen Vegetationspunkt (mit dreiseitiger Scheitelzelle), etwa an der Stelle, wo „Stiel" und „Spreite" in einander übergehen (*v* Fig. 445, *1*). Von dieser neu erstandenen Bildungsstätte gehen nun die weiteren Verzweigungen aus. Ein zweiter, flacher Sproß (*spr^II^* Fig. 445, *2*) entwickelt sich dem ersten gegenüber, dann folgt, wie aus der Fig. 445, *2* und *3* ersichtlich, ein dritter, vierter usw. Aber nur die beiden ersten Sprosse stehen opponiert, die folgenden divergieren um einen Winkel von 144°, d. h. es bildet sich eine normale $^2/_5$-Stellung heraus, wie das leicht aus Fig. 445, *5* zu ersehen ist, und in diese wird

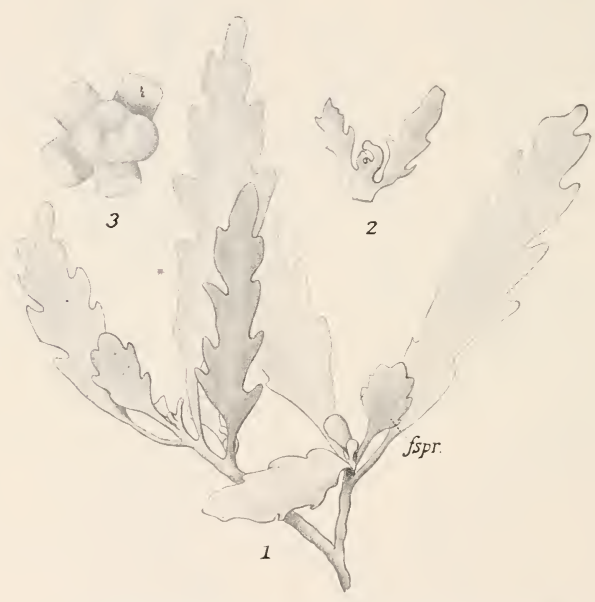


Fig. 444. *Landsburgia quercifolia* n. Ed. Gruber. *1* Stück eines Sprosses. *2* Scheitel von der Seite. *3* Ders. von oben. *fspr* Fruchtspross.

auch auf Grund von nachträglichen Verschiebungen der erste und zweite Sproß einbezogen. Der Hauptsproß, welcher in der geschilderten Weise alle Seitenzweige erzeugt, bleibt bei vielen Arten (C. abrotanifolia u. a.) so kurz, daß man ihn kaum erkennt, bei einigen wird er länger und mag bei C. crinita eine Länge von 20—30 cm aufweisen, überall aber bleibt er kürzer als die Seitenäste, welche ihn immer weit überragen (Fig. 445, *3*, *4*).

Die Seitenäste, speziell die ersten, sind bei Cyst. abrotanifolia, discors, Erica marina usw. flach (Fig. 445, *3*), sie verzweigen sich auch wie Halidrys in einer Ebene, häufig erst spät gehen sie in mehr oder weniger gerundete Äste mit radiärer Verzweigung — meist nach zwei Fünftel — über. Andere Spezies, wie Cyst. barbata, crinita u. a. zeigen die flachen Seitenäste nicht oder nur in geringem Maße. Bei allen Arten aber pflegt die

Verzweigung der Seitensprosse eine sehr ausgiebige zu sein, und vielfach endigen die letzten Äste als dornartige Kurztriebe. Daraus resultieren dann die Erica- und Lycopodium-ähnlichen Arten.



Fig. 445. *Cystosiren* n. VALIANTE. *1* u. *2* Keimpflanzen von *Cyst. spec.* *3* junge Pflanze von *Cyst. abrotanifolia.* *4* Desgl. von *Cyst. barbata.* *5* Stammscheitel von *Cyst. abrotanifolia.* *6* Fruchtsproß von *Cyst. crinita.* *7* Ders. von *Cyst. Hoppei.* *v* Vegetationspunkt, *spr* Sprosse verschiedenen Alters.

Die Hauptstämme wachsen oft erheblich in die Dicke, und dies Dickenwachstum kann sich bei Cyst. Erica marina, Montagnei, opuntioides usw. auf die Basis der primären Seitenäste fortsetzen, derart, daß hier dicke birn- oder spindelartige Körper entstehen, von welchen sich dann der dünnere Oberteil der Äste scharf abhebt. Diese fast knollenartigen Gebilde sind, ebenso wie die sie tragenden Stämme, nicht selten mit stachelartigen Organen besetzt, welche einfach Rindenwucherungen darstellen. Selbst wenn solche Stacheln in den oberen Regionen der reich verzweigten Seitenäste vorkommen, so dürfen sie doch nicht mit den oben erwähnten Dornen verwechselt werden.

Luftblasen sind bei Cystosira häufig genug, sie stellen Auftreibungen der Äste (meist höherer Ordnung) dar, welche oft in Reihen vor einander liegen (Fig. 445, *7*). Luftblasen an dickeren Ästen sind selten.

Die Konzeptakeln bedecken meistens die letzten Auszweigungen, welche dadurch mehr oder weniger modifiziert werden. An derberen Zweigen erscheinen sie einfach eingesenkt (Fig. 445, *7*), an dünneren, zumal an dornartig gestalteten Ästchen anderer Formen treten sie als Verdickungen hervor, wie aus Fig. 445, *6* ersichtlich.

Arten wie Cystosira abrotanifolia sind einjährig, die Mehrzahl aber der Cystosiren perenniert. Bei letzteren brechen nach vollendeter Fruktifikation die Seitensprosse vom Hauptsproß ab. Es bleiben Narben wie nach dem Blattfall höherer Pflanzen zurück; diese aber werden durch Wundcallus verschlossen, und später können an der nämlichen Stelle Adventiväste hervorbrechen, wie das an anderer Stelle noch weiter geschildert werden soll. Im übrigen sind auch an der Basis einjähriger Arten und relativ junger Pflanzen Adventivsprosse keineswegs ausgeschlossen.

In die Verwandtschaft von Halidrys und Cystosira gehören auch die Gattungen Cystophora und Cystophyllum, die vielfach noch in zahlreiche Gattungen zerlegt werden. Selbst systematisch scheinen mir diese, teils den australischen, teils den indischen usw. Meeren angehörigen Formen noch nicht genügend durchgearbeitet zu sein, und entwicklungsgeschichtlich fließen die Angaben so spärlich, daß ich hier auf eine Behandlung unter Hinweis auf die Werke von Harvey, Hooker, Kützing verzichte. Ungefähr dasselbe gilt für Coccophora und Scaberia (s. Lorraino, Smith; Yendo u. a.).

Der südafrikanische Anthophycus longifolius bildet ein leicht übersehbares Anfangsglied einer eigenartigen (auf S. 189 unter γ erwähnten) Reihe. Die Jugendstadien sind leider nicht genügend bekannt; die erwachsenen Langtriebe tragen an ihrer Basis einige gleichnamige Organe in wechselnder Stellung, im übrigen aber bemerkt man in den unteren Regionen zweizeilig alternierende Kurztriebe von Blattform — wir wollen sie Phyllocladien, Flachsprosse, nennen. In den oberen Regionen der Langtriebe stehen dann, ebenfalls alternierend, die Fruchtsprosse (Fig. 446, *1*). Diese stellen zweizeilige, verzweigte Kurztriebe dar, welche an ihrer Basis zwei Phyllocladien tragen, während weiter oben alles zu Konzeptakeln führenden runden Zweiglein umgewandelt wurde. Regel ist, daß das zweite Phyllocladium (ktr^{II} Fig. 446, *1*) an seiner Basis zu einer Schwimmblase aufschwillt, und nicht selten geht später der über letzterer stehende flache Teil völlig verloren.

Durch Anthophycus dürfte auch Contarinia leicht verständlich werden (Fig. 446, *2*). Hier bildet der Sexualsproß nur ein Phyllocladium an seiner Basis (ktr^{I} Fig. 446, *2*), alle übrigen Seitensprosse desselben tragen Konzeptakeln. In diesem Falle resultiert dann eine pseudo-axilläre Verzweigung,

die in gewissem Sinn an Halopteris und andere Sphacelarien erinnert. Wie sie zustande kommt, soll weiter unten gezeigt werden. Zur leichteren Verständigung mag das einzige Phyllocladium an der Basis von Seitensprossen als Basalsproß bezeichnet sein.

Das bekannte Sargassum (Fig. 447), zu dessen Besprechung wir jetzt übergehen, verhält sich zu Anthophycus ungefähr wie Cystosira zu Halidrys. Die großen Büsche haben, wie bei der eben erwähnten Gattung, nur eine relativ kurze Hauptachse, dafür um so längere Seitensprosse erster Ordnung. Das ist mehrfach hervorgehoben, und wenn auch nicht alle Jugendstufen von Sargassum bekannt sind, so genügen doch solche, wie sie in Fig. 448, *1* abgebildet sind, um das Wichtigste zu zeigen.

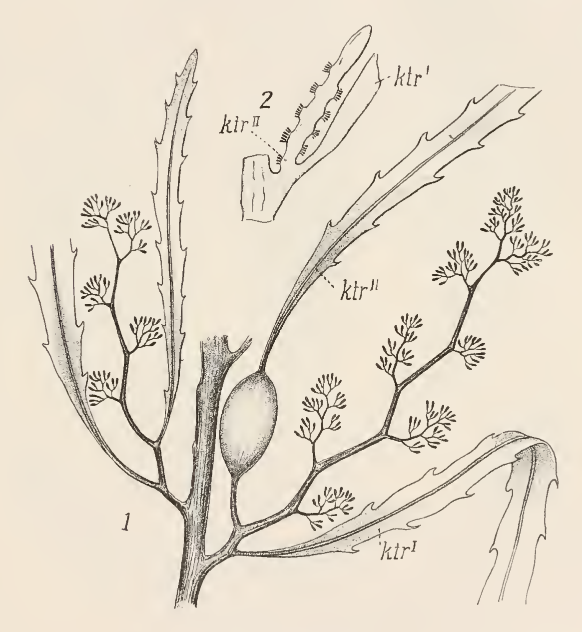


Fig. 446. *1 Anthophycus longifolius* n. KÜTZING. *2 Contarinia australis* n. OLTMANNS. *ktr* Kurztriebe.

Der primäre Sproß (*hspr*) erzeugt zunächst bei Sarg. Hornschuchii und vielen anderen eingeschnittene, breite Phyllocladien (*ktr*), welchen erst später (wie die ersten in $^2/_5$-Stellung) Langtriebe (*ltr*) in nicht übergroßer Zahl folgen. Da solche aber wieder zahlreiche verlängerte Seitensprosse erzeugen, kommen doch die erwähnten dichten Büsche zustande.

Die Langtriebe sind meistens radiär gebaut, seltener bilateral; im einzelnen kommen bei der großen Zahl der Arten natürlich mannigfache Formen und Ausgestaltungen zum Vorschein. Stachelartige Fortsätze usw. auf der Oberfläche der Sprosse sind, wie bei Cystosira, nicht selten (vgl. Fig. 448, *1*).

Die Langtriebe produzieren an ihrer Basis wiederum allein Phyllocladien (Fig. 448, *1*), welche, wie am Hauptsproß, eine Fläche nach oben kehren; nach aufwärts aber stellen sich neben einigen Langtrieben Frucht-



Fig. 447. *Sargassum linifolium.* Orig.

sprosse ein. Dieselben sind, wie bei Contarinia usw., pseudoaxillär (Fig. 448, *2*), indes nicht bilateral, sondern allseitig verzweigt. Der Basalsproß fällt auf

Fig. 448. Orig. *1* junge Pflanze von *Sargassum*. *2* Langtriebende von demselben. *hspr* Hauptsproß. *ktr* Kurztrieb, *ltr* Langtrieb, *bsp* Basalsproß, *fspr* Fruchtsproß, *lbl* Luftblase.

durch seine vertikale Stellung; oft steil aufgerichtet kehrt er seine stärker gebogene Kante nach auswärts.

Das auf ihn folgende Seitenorgan ist nicht mehr wie bei Anthophycus als breiter Sproß entwickelt, es ist vielmehr ausschließlich zur Schwimmblase geworden (*lbl'* Fig. 448, *2*). Dasselbe trifft auch häufig für das nächstobere Seitensprößchen zu (*lbl''*). Ihnen folgen die eigentlichen Konzeptakeln bildenden Organe. Naturgemäß variieren die blattartigen Flachsprosse bei aller prinzipiellen Übereinstimmung bei den verschiedenen Arten erheblich in Umriß, Berippung, Verzweigung usw. Darüber geben die Verfasser Auskunft, welche die Arten bearbeitet haben, z. B. Kützing, Harvey, Hooker, Agardh, Askenasy, Yendo.

Sind bei allen Sargasseen die Basalsprosse flach, so werden sie bei Turbinaria (Fig. 449) zu kreiselförmigen hohlen Körpern, die gleichzeitig als Assimilatoren und als Schwimmer dienen. Einzelheiten bei Barton; eine Übergangsform bei Yendo.



Fig. 449. *Turbinaria spec.* Orig. *bspr* Basalsproß, *fspr* Fruchtsproß.

Die Tatsache, daß die höchsten Glieder der Fucaceenreihe eine Gliederung besitzen, welche an diejenige höherer Pflanzen weitgehend erinnert, wurde im Obigen von neuem

illustriert; es wiederholt sich das, was wir auch von Sphacelariaceen berichteten. Die Neigung, alles was flach ist und assimiliert, als Blatt zu bezeichnen, hat sich hier natürlich besonders bemerkbar gemacht, allein unter Hinweis auf das, was ich auf S. 201 sagte, sehe ich meinerseits noch immer von solchen Namen ab, trotz der Beanstandung, welche mein Vorgehen von manchen Seiten erfahren hat.

Daß in allen diesen Gebilden metamorphe Sprosse vorliegen, zeigt aber nicht bloß die vergleichende Betrachtung, welche wir soeben durchführten, sondern auch die Entwicklungsgeschichte. Deshalb greifen wir noch einmal auf das Scheitelwachstum der Cystosiro-Sargasseen zurück.

Die wachsenden Spitzen führen ja auf dem Scheitel eine Grube, welche mit einem ziemlich langen und oft engen Kanal nach außen mündet. Auf

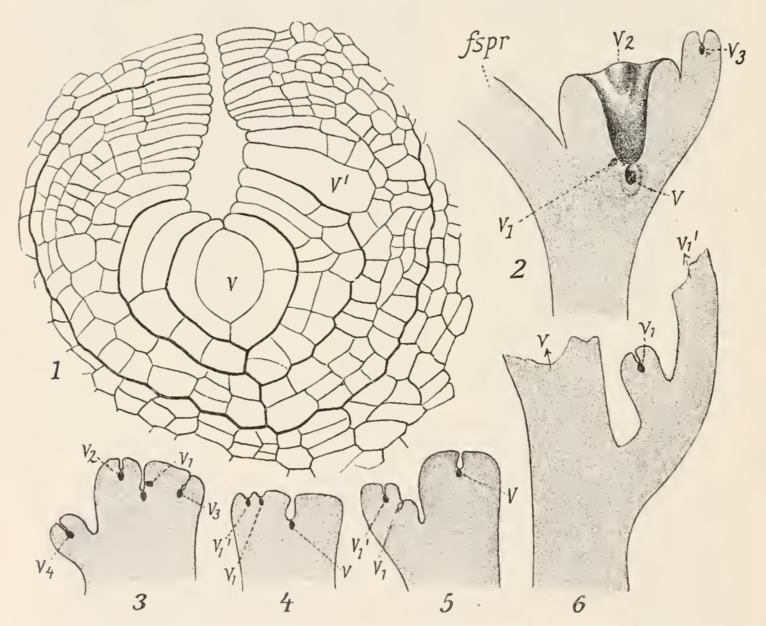


Fig. 450 n. Oltmanns u. Valiante. *1* Längschnitt durch Scheitelzelle und Scheitelgrube von *Halidrys*. *2* Längschnitt durch den Scheitel einer jungen *Cystosira*-Pflanze. *3* Dass. von *Halidrys*. *4—6* Entwickelung der Seitensprosse von *Sargassum*. *v* Hauptscheitelzelle, v_1, v_2 usw. sekundäre usw. Scheitelzellen resp. Sprosse, *fspr* Flachsproß.

dem Grunde jener liegt eine dreiseitige Scheitelzelle, deren Form wir bei Besprechung der Fucuskeimlinge schon flüchtig skizzierten. Fig. 450, *1* gibt einen Längsschnitt durch dieselbe. Die fragliche Zelle grenzt nur an ihrer Spitze mit sehr kleiner Fläche an die Scheitelgrube, im übrigen wird sie durch die uhrglas- resp. schalenförmigen Segmente ganz eingehüllt. Diese selbst werden (Fig. 450, *1*) zunächst durch eine Querwand in eine äußere und eine innere Hälfte zerlegt, dann folgt in dem äußeren Teile meistens eine Längs-, in dem inneren Teil eine Querwand, die weiteren Zellbildungen wechseln etwas. Der Querschnitt der Scheitelzelle gleicht dem

von Moosen und Farnen völlig. Meine Befunde an Halidrys stimmen mit den älteren VALIANTES, die sich auf Cystosira beziehen, völlig überein.

Die erste Anlage einer neuen Scheitelzelle zwecks Verzweigung eines Sprosses wurde nur bei Halidrys beobachtet. Ebenso wie bei Archegoniaten werden einzelne Teile bestimmter Segmente nicht weiter durch Zellwände zerlegt, sie bleiben größer (Fig. 450, *1 v'*) als die zu normalen Rindenzellen aufgeteilten Komplexe, erst später wird durch schräge Wände eine neue Scheitelzelle herausgeschnitten.

Die jungen Scheitelzellen von Halidrys rücken nun zunächst infolge mannigfacher Zellteilungen in der Scheitelgrube langsam an deren Wand empor (Fig. 450, *3 v'*), gelangen aus dem Kanal derselben heraus (Fig. 450, *3* v_2) und werden dabei ihrerseits in eine Grube versenkt. Schieben sie sich noch weiter nach auswärts, so macht sich schon ein Höcker um sie bemerkbar (v_3), und schließlich hebt sich (v_4) der junge Sproß vollends von der Mutterachse ab. Das Alternieren der jungen Äste ist in Fig. 450, *3* sehr deutlich. Die ursprünglich gleichen Anlagen der Seitenzweige gliedern sich natürlich erst später in Lang- und Kurztriebe (vgl. Fig. 442).

Daß sich Cystosira ähnlich verhalte, ergibt sich aus Fig. 450, *2*. Hier stellt *v* die Scheitelzelle des Hauptsprosses dar, welche sich nach VALIANTE an der Basis des ersten Flachsprosses (*fspr*) entwickelte (vgl. Fig. 445). v_1, v_2, v_3 sind Scheitelzellen resp. junge Äste in verschiedener Entwicklung und verschiedenen Stufen der Wanderung aus der Scheitelgrube heraus. v_2 ist gerade auf dem Rande der letzteren angelangt und zeigt zudem, daß hier nicht die zweizeilige Sproßstellung wie bei Halidrys vorliegt, sondern eine allseitige.

Sargassum schließt sich leicht an. Wenn die Scheitelzelle eines jungen Astes auf den Rand der Scheitelgrube gewandert ist, gibt sie sehr bald einer neuen Scheitelzelle den Ursprung, wie aus Fig. 450, *4* ersichtlich; und zwar ist v_1' die Tochterzelle von v_1. Weitere Entwicklungsstufen zeigen dann (Fig. 450, *5*, *6*), daß v_1' rascher wächst und zu jenem Phyllocladium wird, das als Basalsproß so scharf bei den Sargasseen hervortritt, während v_1 zunächst im Wachstum zurückbleibt, um später Schwimmblasen zu bilden und dann Fruchtsprößchen zu treiben, welche, wie schon erwähnt, nach $^2/_5$ orientiert sind.

Damit dürfte unsere Auffassung auch entwicklungsgeschichtlich bestätigt sein.

Loriformes.

Die jüngsten Keimlinge der Himanthalia lorea dürften von denen eines Fucus nicht abweichen, aber später erhalten sie Kreiselform (Fig. 451, *1*), und weiterhin bilden sich die Kreisel in flache Schüsseln (Fig. 451, *2*) von mehreren Zentimetern Durchmesser um (schon GREVILLE hat sie beschrieben), welche nach unten in einen ganz kurzen Stiel und weiter in eine sehr starke Haftscheibe übergehen. Erst wenn diese beiden Organe ausgewachsen sind, sprossen (im folgenden Sommer nach WILLE) aus der Mitte der Schüsseln (Fig. 451, *3*) oft 1—2 m lange und 1—2 cm breite Riemen hervor, welche sich wiederholt dichotom verzweigen. Die ganzen Riemen sind mit Konzeptakeln übersät; vegetative Organe sind also eigentlich nur die Schüsseln. Schon die junge Pflanze hat nach ROSTAFINSKIS Untersuchungen eine dreiseitige Scheitelzelle nach dem Muster der Cystosiren, und die alten Pflanzen behalten dieselben auch durch alle Dichotomien bei. Dieser Umstand scheint mir ein Hindernis, die Pflanze direkt in die Fuco-

Ascophylleenreihe zu bringen, obwohl sie dieser noch am nächsten zu stehen scheint.

Den Schüsseln kommt nur eine biologische Bedeutung zu, die wir später schildern.

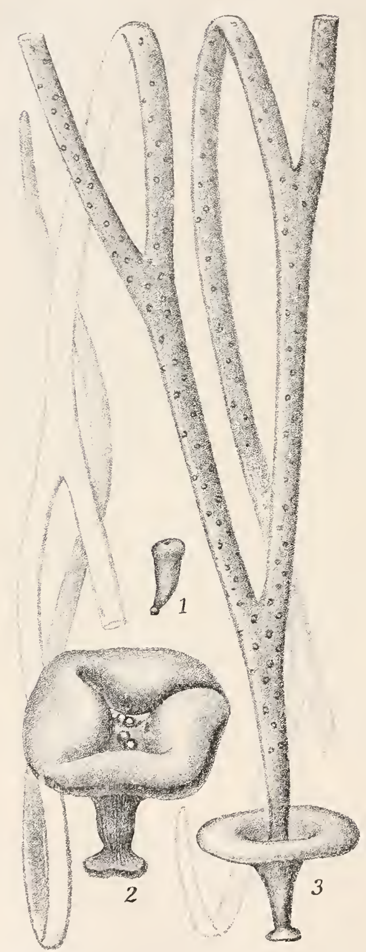


Fig. 451. *Himanthalia lorea.* *1*, *2* junge Pflanzen n. Oltmanns. *3* erwachsene Pflanze n. Hauck (schematisiert).

Anomalae.

So mögen die beiden seltsamen Gattungen Hormosira und Notheia zunächst zusammengefaßt sein, selbst auf die Gefahr hin, daß sie nicht zusammengehören. Hormosira stellt ziemlich kleine, dichotom verzweigte Sprosse von Rosenkranzartigem Aussehen dar (Fig. 452, *1*). Diese Form kommt dadurch zustande, daß kurze, dünne, zylindrische Glieder mit blasig aufgetriebenen regelmäßig abwechseln. Die Blasen tragen die Konzeptakeln. Die Dichotomie erfolgt, wie aus Fig. 452, *1* ersichtlich, in zwei aufeinander senkrechten Ebenen. Die Scheitelgrube stellt hier nach Ed. Gruber (eine Arbeit von Mollet über die Gattung konnte ich nicht erhalten) nur eine flache Schüssel dar. Auf ihrem Grunde weist der Querschnitt vier Scheitelzellen nach, deren innere Wände miteinander annähernd einen rechten Winkel bilden, während die äußeren gerundet sind (Fig. 452, *3*). Segmente werden nur parallel den Außenwänden abgegliedert. Der Längsschnitt zeigt zwei Scheitelzellen nebeneinander; die Teilungsfolge dürfte aus Fig. 452, *2* ohne weiteres klar sein. Über die Gabelung ist Ausreichendes nicht bekannt.

Notheia anomala (Fig. 452, *5*), ein kleines, fadenförmiges Pflänzchen, parasitiert (?) auf anderen Fucaceen und setzt sich mit besonderer Vorliebe in deren Konzeptakeln und Haargruben fest. Man kann an den erwachsenen Pflanzen einige Dichotomien (Fig. 452, *5*) und zahlreiche seitliche Verzweigungen erkennen. Konzeptakeln erscheinen über die ganzen Sprosse zerstreut. Diese haben keine Scheitelgrube, die Scheitelzellen, hier drei an Zahl, liegen (nach Gruber) frei in dem kegelförmigen Vegetationspunkte (Fig. 452, *6*). Ihre Segmentierung und Stellung erinnert stark an Hormosira, so daß ein Hinweis auf die Figuren

genügen mag. Das Interessanteste sind die Verzweigungen. Die oben erwähnten Dichotomien sind nicht völlig geklärt; dagegen zeigte zuerst O. Mitchell — und Gruber erweiterte deren Angaben —, daß die seitlichen Sprosse aus den Konzeptakeln hervorgehen. Letztere entstehen wie diejenigen von Cystosira u. a. (s. unten), beginnen also mit einem Haar, welches gleichsam versenkt wird. Später füllen den Grund der Konzeptakeln zahlreiche Haare aus, welche ihren Vegetationspunkt an der Basis haben. Eine Anzahl derselben wird ab-

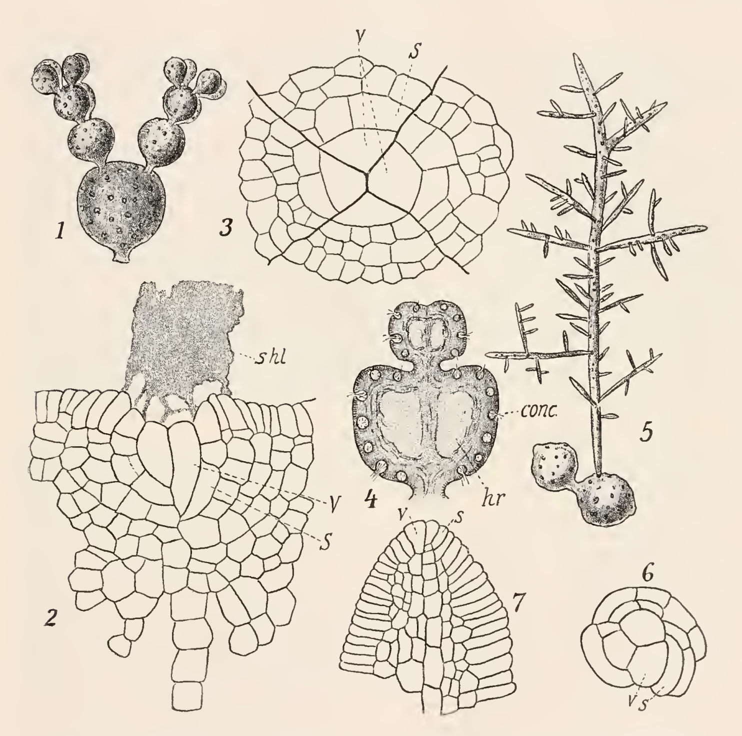


Fig. 452 n. Ed. Gruber. *1* Sproß von *Hormosira*. *2* Längsschnitt des Scheitels von derselben. *shl* Schleim. *3* Querschnitt dess. *4* Längsschnitt durch zwei Sproßglieder. *conc* Konzeptakeln, *hr* luftführender Hohlraum. *5* Sproß von *Notheia* auf *Hormosira* wachsend. *6* Quer-, *7* Längsschnitt des Scheitels von derselben. *v* Scheitelzellen, *s* deren Segmente.

geworfen, von ihnen bleiben nur die Basalzellen an der Wandung des Konzeptakulums übrig, und diese sind schon zeitig mit dichtem Inhalt erfüllt. Eine oder wenige dieser inhaltsreichen Zellen, welche annähernd in der Mitte des Konzeptakulums liegen, teilen sich weiter, bilden drei Scheitelzellen, und letztere wachsen zu Sprossen heran, welche dann aus der Öffnung des Konzeptakulums hervortreten. Wenn auch mehrere Sprosse angelegt werden, pflegt doch zunächst nur einer sich voll zu entwickeln.

Viele andere Basalzellen abgefallener Haare scheinen zu Oogonien mit acht Eiern zu werden.

Da Antheridien bislang nicht sicher nachgewiesen sind, bleibt die Zugehörigkeit der Notheia zu den Fucaceen ungewiß, und es darf kaum unterlassen werden, darauf hinzuweisen, daß die seltsame Pflanze mancherlei Anklänge an niedere Braunalgen zeigt, z. B. auch an Stilophoreen oder Splachnidium, usw.

b) Gewebe.

Der anatomische Aufbau der Fucaceen, den besonders Reinke, Wille, le Touzé, Valiante und Oltmanns studierten, gleicht demjenigen der Laminarien ganz erheblich. Deshalb können wir uns hier kurz fassen.

Halten wir uns zunächst an Fucus und seine Verwandten, so wiesen wir schon auf S. 192 nach, daß die jungen Keimlinge (Fig. 438) Zentralkörper und Rinde in üblicher Weise erkennen lassen. Hier schließen noch alle Elemente dicht zusammen, wenn aber auf älteren Stufen die Rinde neue Elemente an den Zentralkörper anbaut, dann trennen sich die Gewebe des letzteren wie bei den Laminarien von einander. Fig. 439, *1* gibt solche Stufen wieder. Etwas später schält sich dann wie bei jener Gruppe eine Außen- und Innenrinde, dazu ein Mark oder Zentralkörper heraus. In den abgeflachten Thallusteilen hat es damit sein Bewenden, höchstens treten noch einige Hyphen auf, welche aus den inneren Rindenzellen hervorgehen und den Zentralkörper unregelmäßig durchwachsen (Fig. 453, *1*). In den Rippen und Stielen freilich ist das anders (Fig. 453, *2*), in diesen entwickeln sich die Hyphen so reichlich, daß die Markzellen inselartig in die Masse der letzteren eingebettet erscheinen.

Die Hyphen wachsen aber hier nur zum kleinen Teile quer durch die längslaufenden Markfäden hindurch, die übergroße Mehrzahl schlängelt sich zwischen ihnen abwärts und dokumentiert schon dadurch, wie auch durch die stark verdickten Wände, daß es sich um Festigungselemente handle.

In den unteren Regionen unserer Pflanzen werden die Hyphen so zahlreich, daß die Markzellen (schon in den Keimpflanzen Fig. 453, *3*, *5*) ganz zurücktreten. Sie brechen zeitig, nicht bloß tief unten an der Basis (Fig. 453, *3*), sondern auch höher am Sproß hervor, verschlingen sich und endigen größtenteils in der Haftscheibe, die ausschließlich aus einem dichten Flechtwerk von Hyphen besteht, das sich allen Unebenheiten des Bodens anschmiegt und dadurch die Befestigung am Substrat tadellos ausführt. Die Haftscheibe wächst durch Verlängerung der Hyphen am Rande des Ganzen.

Die Hyphen sind, als zugfeste Elemente, besonders bei den Brandungliebenden Fucus-Arten usw. ausgebildet, und Wille hat ja auch durch Belastungsversuche deren außerordentliche Tragfähigkeit nachgewiesen, neuerdings betonte er das reichliche Hyphenvorkommen an allen unteren Teilen von Himanthalia.

Liegt überall in diesen Fällen die Leistung der Hyphen klar, so ist das weniger der Fall in den oberen Teilen der Pflanzen, den Laubflächen usw. Hier sind sie keineswegs immer so dickwandig wie vorhin beschrieben, ihre Querwände sind mit feinen Plasmafäden durchsetzt, sie verlaufen gern quer und sollen nach Wille sogar an ihrer Spitze mit Markfäden in Verbindung treten. Danach spricht er sie als Leitungsbahnen an. Das ist nicht ausgeschlossen, aber wohl noch nicht sicher erwiesen. Unzweifelhaft scheint mir allerdings zu sein, daß diese Organe bei gleichem Ursprung verschiedene Funktionen haben.

Das könnte auch für die Zellen der Rinde gelten. Die Außenrinde sorgt sicher für Photosynthese, kann aber auch, nach WILLE wenigstens, bei Himanthalia den Lichtschutz übernehmen. Die Innenrinde leitet und speichert meiner Meinung nach; bei Himanthalia spricht WILLE sie als Festigungsgewebe an usw.

Die Markfäden sind wie bei den Laminarien durch Querverbindungen an einander gekettet, und wie diese besitzen sie nach HICK und WILLE

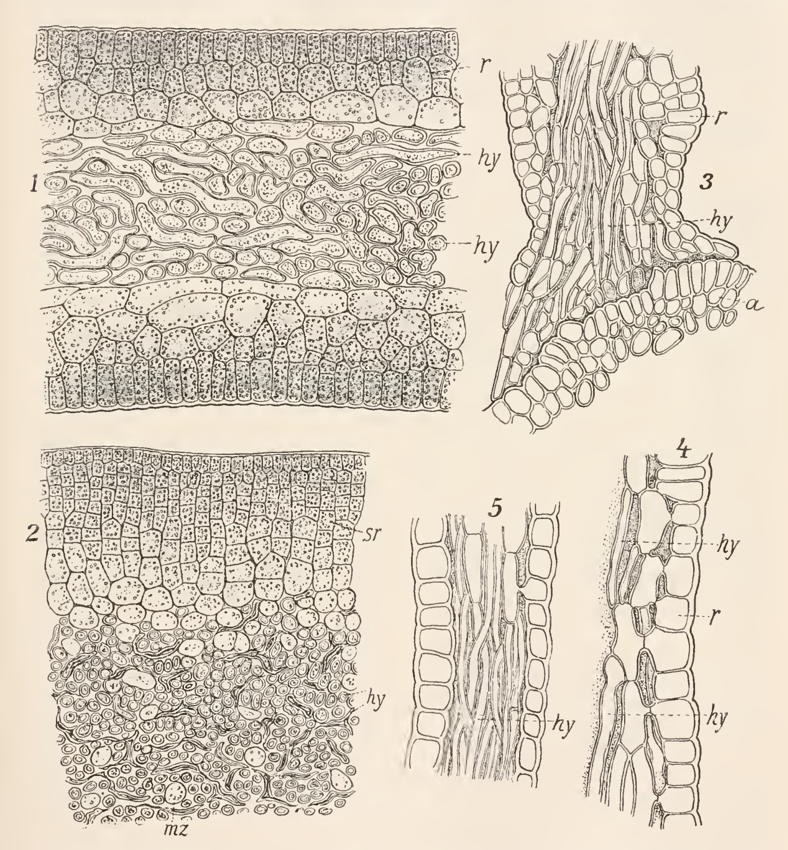


Fig. 453. *Fucus*-Anatomie n. OLTMANNS. *1* Querschnitt durch die Laubfläche. Stück eines Querschnittes durch die Rippe. *3* Längsschnitt durch die Basis einer jungen Pflanze (mit Haftscheibe). *4* Stück eines solchen vergrößert. *5* Längsschnitt durch den „Stiel“ einer solchen. *r* Rinde, *hy* Hyphen, *mz* Markzellen, *sr* sekundäre Rinde, *a* fremde Alge als Substrat.

perforierte Querwände. Die „Siebnatur“ derselben ist zwar nicht so deutlich wie bei den großen Zellen von Macrocystis usw., immerhin wird auch hier eine tatsächliche Durchbohrung der Wände angenommen. LE TOUZÉ leugnet sie aber.

Wir hatten hier zunächst die Fuco-Ascophylleen usw. im Auge. Nicht überall sind die Hyphen in gleicher Menge und Ausgestaltung vorhanden. Bei Gliedern der Cystosiro-Sargassen-Reihe treten sie weniger in den Vordergrund, die Zentralkörperzellen trennen sich bei ihnen nicht so leicht von einander, sie bilden vielmehr in manchen Teilen der Pflanze ein ziemlich festes Gewebe, vergleichbar ungefähr dem, welches wir im geringelten Zentralkörper der Laminariaceen finden. In den unteren Regionen freilich werden auch in dieser Gruppe Hyphen meistens reichlich entwickelt, um die Haftscheibe zu bilden.

Bifurcaria aber und wohl auch noch eine oder die andere Art verzichten, soweit bekannt, ganz auf Hyphenbildung.

Bei anderen Verwandten von Cystosira und Sargassum treten an Stelle größerer Haftscheiben Krallen auf, die, soviel man weiß, sich genau so verhalten, wie die von Laminaria.

Die lufthaltigen Schwimmblasen entstehen bei Cystosira nach Valiante, bei Fucus nach meinen Erfahrungen, ebenso wie diejenigen der Laminarien, durch einfache Spaltung des Markgewebes. Diese wird veranlaßt durch bedeutendes, lokales Flächenwachstum in den Rindenelementen. Infolge dieser einfachen Entwicklung ist an der Innenwand der Blasen keine besondere Struktur bemerkbar, ja die zerrissenen Markfäden ragen bisweilen noch in den Hohlraum hinein.

Bei Halidrys ist, wie ich aus Ed. Grubers mündlichem Bericht entnehme, die Sache etwas komplizierter. Die Diaphragmen, welche die schotenförmigen Schwimmblasen kammern, bestehen aus isodiametrischen Zellen, Säulen aus langgestreckten Fasern aber verbinden jene. Da die Säulen sich an den Diaphragmen verbreitern, auch wohl in einige Stränge teilen, erhält man den Eindruck, als ob sie als Streben zwischen die einzelnen Platten eingeschaltet wären.

Wer die derben Stiele der Fucaceenbüsche betrachtet, wird sich sagen, daß an ihnen ein Dickenwachstum Platz greifen muß. Solches kann natürlich in üblicher Weise durch die peripheren Rindenzellen erfolgen, doch zeigte sich, daß bei Fucus die sekundäre Verdickung älterer Sprosse von einer Zellage ausgeht, welche dicht unter der äußersten Rindenschicht liegt. Ein Vergleich von Fig. 453, *1* und 453, *2* zeigt deutlich, daß die epidermoidale Zellage bei solchem Prozeß unverändert bleibt, daß aber die unter ihr liegenden Zellen sich zu Parallelreihen (*sr*) entwickelt haben, die schließlich jene Außenschicht sprengen. Ähnlich ist Cystosira.

Ganz an der Basis der Büsche pflegen die stets neu hervorbrechenden Hyphen die oberflächliche Rindenschicht zu sprengen und dann ihrerseits durch ständige Vermehrung für Verdickung zu sorgen.

Auf dieselbe Weise wächst auch die Haftscheibe.

Verletzungen der Gewebe von Fucaceen durch nagende Tiere sind ungemein häufig, und fast möchte man glauben, daß diese Tange keinerlei Schutzvorrichtungen gegen Tierfraß haben.

Die Wunden werden durch Teilungen in den bloßgelegten Zellen geschlossen (vgl. das Kapitel über Wundverschluß); außerdem tritt Ersatz der verlorenen Glieder durch adventive Sprosse dort ein, wo nicht (Ascophyllum usw.) noch ein Vorrat an ruhenden Scheitelzellen vorhanden ist.

Die Adventiväste entstehen bei Pelvetia und Fucus, das ist immer nachweisbar, aus Zellen des Zentralkörpers (aus Markfäden) dadurch, daß diese an eng umschriebenen Stellen viele Teilungen erfahren. Ganz ähnlich sind auch nach Valiante bei Cystosira die Zentralkörperzellen die Ursprungsorte für die Adventiväste, die ja bei nicht wenigen Arten dieser

Gattung fast gesetzmäßig auftreten (s. S. 202). An den kurzen Hauptstämmen brechen die Äste, besonders die unteren, periodisch (meist wohl jedes Jahr) ab. Die Stumpfe werden von der umgebenden Rinde überwallt, entwickeln aber selber aus einem Markfaden durch Teilung eine neue Scheitelzelle, welche dann ihrerseits einen Sproß liefert. Der Prozeß kann sich des öfteren wiederholen.

Auf den Zentralkörper gehen, wenn auch nur indirekt, schließlich die Adventiväste zurück, welche (meist ohne äußere Verletzungen) aus den Haftscheiben von Fucus entspringen. Reinke zeigte, daß sie durch Teilung aus Hyphen hervorgehen, welche nicht oberflächlich, sondern tief unten in dem Haftorgan liegen. Die jungen Sprosse müssen danach einige Hyphenlagen durchbrechen, ehe sie an die Oberfläche kommen.

Die Zellwände der Fucaceen zeigen Cellulose-Reaktion in den Schichten, welche dem Plasma anliegen, die weiter außen liegenden Schleimmassen sind Pectate.

Dort, wo im Markgewebe die Längsfäden durch gewaltige Schleimmassen getrennt werden, bestehen diese nach le Touzé aus Gelose. Das ist ein Umwandlungsprodukt des Pectins, das aber dessen Reaktionen nicht mehr gibt. Die Markfäden sind auf dem Querschnitt von einem hellen Hof umgeben, in welchem derbere radiär gestellte Streifen sichtbar werden. Diese bestehen aus Pectin (le Touzé). Den Hyphen fehlt diese Struktur.

Die Zellen führen stets kleine Chromatophoren, in der Rinde zahlreiche, im Zentralkörper wenige. Über das Fucosan Hansteens, das als Assimilationsprodukt angesprochen wird, reden wir im allgemeinen Teile des Buches.

Die Kerne finden sich in Einzahl in den annähernd isodiametrischen Zellen, dagegen sind sie in Mehrzahl nicht selten in den langen Markfäden zu finden. Le Touzé leugnet das freilich. Nach diesem Autor sind die Kerne in der Fucus-Reihe etwas anders gebaut als die der Cystosiren.

Ihre Teilungen verlaufen mitotisch nach Vorschrift, doch sind sie nach Farmer und Williams von äußeren Faktoren nicht ganz unabhängig; z. B. bleiben die Mitosen aus, solange die Pflanzen trocken liegen, dagegen setzen sie kurz nach der Wiederbenetzung der Tange ein. Das kann eine einfache Turgorfrage sein.

c) Haargruben und Konzeptakeln.

Die Haargruben der Fucaceen sind flaschenförmige Hohlräume, welche, selbst in das Gewebe eingebettet, nur mit enger Öffnung nach außen münden. Auf ihrem verbreiterten Grunde erzeugen sie, wie längst bekannt, farblose Haare mit basalem Vegetationspunkte, welche ihrerseits durch die enge Öffnung hinauswachsen und dann in einem dichten Büschel über die Oberfläche hervorragen. Mit diesem gemengt, wiesen Reinke und Nordhausen braune Haare nach, welchen der basale Vegetationspunkt fehlt. Schon in jugendlichen Grübchen vorhanden, vermehren sie sich in den älteren Organen erheblich zu ungunsten der langen farblosen Haare. Die „Cryptostomata" sind in unserer Familie weit verbreitet, dürften aber z. B. bei Ascophyllum, Halidrys und Pelvetia fehlen.

Den Haargruben völlig gleich gestaltet sind die Konzeptakeln (Fig. 454), nur führen sie am Grunde Oogonien und Antheridien in später zu beschreibender Weise. Daneben kommen Haare von verschiedener Form vor (Nordhausen). Innen an der Mündung sitzen lange farblose Haare (Paraphysen) mit basalem Vegetationspunkt; sie strecken (Fig. 454, *1*)

ihre Spitzen weit aus der Öffnung heraus. Die Haare, welche mit den Sexualorganen gemengt sind, haben keine ausgesprochene Wachstumszone, treten auch nicht über die Mündung hervor, ihre Zellen sind etwas tonnenförmig aufgeschwollen und mit einer mässigen Zahl von Chromatophoren

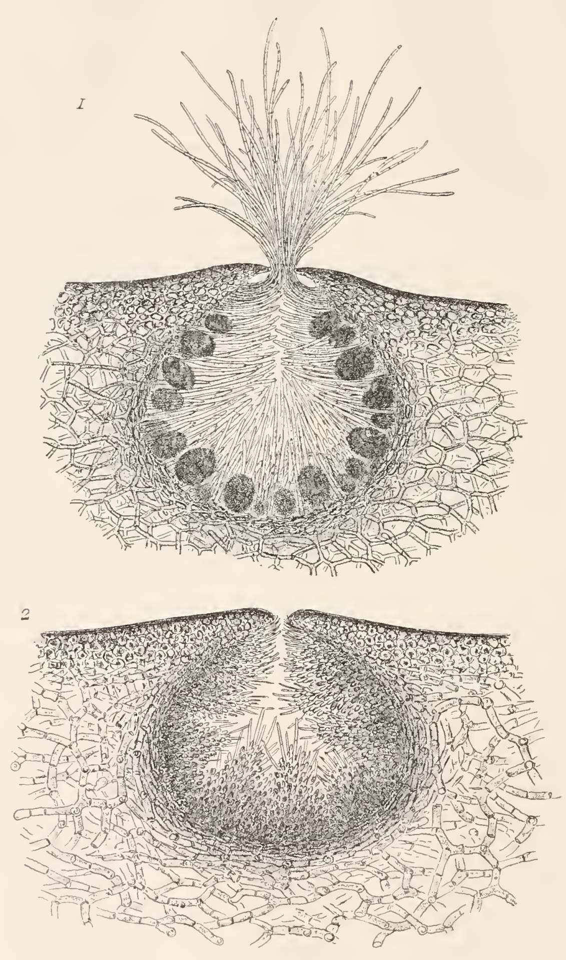


Fig. 454 n. Thuret. *1* Konzeptakulum von *Fucus platycarpus* mit Oogonien und Antheridien; letztere unscharf wiedergegeben. *2* männliches Konzeptakulum von *Fucus vesiculosus*.

begabt. Schließlich werden auch die braunen Haare der Fasergrübchen hier wieder gefunden, wenn auch in geringerer Zahl.

Sauvageau fand bei Cystosira Zwischenstufen zwischen den Haargruben und den Konzeptakeln, indem er mehr oder minder große Gruppen

der langen basal wachsenden Haare mitten auf dem Grunde der letzteren nachwies.

Das bestätigt die seit alters betonte Homologie zwischen den beiden in Rede stehenden Organen, diese wird aber durch die Entwicklungsgeschichte vollends und aufs klarste bewiesen. Unterschiede in dieser sind nicht vorhanden und deshalb können wir uns auf die Darstellung der Konzeptakelentwicklung beschränken. Bower, Oltmanns, Valiante, Barton, Gruber und Roe haben dieselbe studiert, volle Klarheit brachten aber erst die Arbeiten von Simons und Nienburg.

Die Entwicklung beginnt bei Sargassum, Cystosira, Halidrys damit, daß sich eine Zelle der Außenrinde — die Initiale — von den Nachbarn abhebt. Sie füllt sich mit Plasma, der Kern teilt sich und nun entsteht eine Querwand, welche sich mit einem scharfen Bogen nach einwärts krümmt (Fig. 455, *1*). Damit sitzt die obere, die Zungenzelle, in einer Art von Becher, den wir Basalzelle nennen wollen. Wiederholte Längsteilungen in ihr liefern eine Scheibe, die naturgemäß von Anfang an gekrümmt ist (Fig. 455, *2*, *3*). Die Krümmung wird dadurch verstärkt, daß die Nachbarzellen der Initiale sich ebenfalls teilen und den ganzen Komplex, welcher aus der Basalzelle hervorging, in eine Vertiefung verlegen, die sich immer mehr zu einer flaschenförmigen Höhlung gestaltet (Fig. 455, *4*). Der Hauptsache nach kleiden die Derivate der Basalzelle den Hohlraum aus. Die Zungenzelle hat keinen Anteil an der Entwicklung der Höhlung, sie kann sich noch einige Male quer teilen, meist wird sie zu einem Haar, das ganz auffällig auf dem Grunde des Konzeptakulums sitzt und schließlich schwindet. In den Haargruben gehen die Haare, in den Konzeptakeln die Sexualorgane zweifellos aus den Abkömmlingen der Basalzelle, nicht aus den Nachbarn derselben hervor.

Bei Fucus wird die Initiale schon zeitig durch die nebenliegenden Zellen in eine Vertiefung versenkt, teilt sich (Fig. 455, *5*) durch eine gerade Wand in die Quere, und während das obere, der Zungenzelle vergleichbare Element langsam zugrunde geht, wird die Basalzelle zu einer Scheibe am Grund der Höhlung (Fig. 455, *6*). Bei Pelvetia wird die Initiale längs geteilt, beide Tochterzellen liefern dann Zungen, die später zugrunde gehen.

Himanthalia läßt aus den Zellen, welche die Wandung der Scheitelgrube bilden, Haare hervorgehen; die meisten von diesen gehen bald verloren, bei einigen aber wird die Basalzelle des Haares der Länge nach (Fig. 455, *7*) zerlegt, jede Hälfte zerfällt wieder durch Längswände, und wenn sich nun die so entstandenen Elemente etwas strecken, rutscht die Basis des Haares gleichsam keilförmig nach innen (Fig. 455, *8*). Das Haar geht zugrunde, stellt aber noch lange den Mittelpunkt dar, um welchen sich die Derivate der Basalzelle zum Hohlraum emporwölben (Fig. 455, *9*, *10*).

Die Vorgänge bei Himanthalia sind wohl die primitivsten, von ihnen kann man den bei der Fuco-Ascophylleen-Reihe üblichen Typus auf der einen, den bei Cystosiro-Sargasseen gegebenen auf der anderen Seite herleiten; und Nienburg macht darauf aufmerksam, daß sich die etwas verschiedenen Typen der Konzeptakelbildung recht genau mit der auf S. 189 gegebenen Gruppierung decken, welche ohne die genaue Kenntnis dieser Vorgänge aufgestellt wurde.

In allen Gruppen sind die Beziehungen der jungen Konzeptakeln zu einem Haar klar. Bezüglich Himanthalia liegt das ohne weiteres auf der Hand, aber auch bei den Sargassen, Fucus, Pelvetia kann die Zunge zwanglos als ein reduziertes Haar gedeutet werden. Das gibt uns einen Hinweis

auf andere Braunalgen, denn so isoliert die Fucaceen selber, so vereinsamt scheinbar die Konzeptakeln dastehen, glaube ich doch, es gebe die Möglichkeit, an die Soranthera, Chnoospora, Hydroclathrus u. a. anzuknüpfen, die wir auf S. 65 erwähnten und abbildeten. Schon hier sehen wir die Sporangien sich stets in der Nähe und am Rande von Gruben bilden,



Fig. 455. Konzeptakelentwickelung. *1—3 Cystosira barbata* n. NIENBURG. *4 Sargassum* n. SIMONS. *5—6 Fucus serratus* und *7—10 Himanthalia lorea* n. NIENBURG.

welche auf ihrem Grunde Haare produzieren. Oft sind die Haarschöpfe sogar recht klein, die Sporangien recht zahlreich, und erstere stehen gern in der Mitte der Vertiefung, von den Sporangien umgeben. Es dürfte nicht schwer fallen, sich vorzustellen, daß die Prozesse dort sich zu denjenigen bei den Fucaceen entwickelt haben.

Übrigens mögen auch schon die Cryptostomata mancher Laminariaceen, der Dictyoteen usw., die Haarbüschel der Aglaozonien usw. in gewissem Sinn als Vorläufer der Haargruben aufgefaßt werden, wie das Bower, Murray u. a. andeuten. Denn schon hier isolieren sich die Rindenzellen, welche Haare produzieren sollen, von ihren Nachbarn und wachsen dann erst zu langen Fäden aus (S. 182).

Die Frage, ob die Konzeptakeln fertile Haargruben (Oltmanns) oder ob die letzteren sterile Konzeptakeln seien, ist wohl nur ein Kampf um Worte. Barton wird recht haben, wenn er einen Ausgang von der gleichen Wurzel fordert. Dafür spricht außer der völlig gleichen Entwicklung auch die Tatsache, daß Sauvageau bei Cystosiren Zwischenstufen zwischen beiden fand, wie oben erwähnt.

d) Sexualorgane und Befruchtung.

Zwischen den Haaren, welche wir oben schilderten, entspringen (Fig. 454) die Sexualorgane aus der Konzeptakelwand derart, daß bei vielen Arten Antheridien und Oogonien, unregelmäßig gemengt, im nämlichen Konzeptakulum erscheinen. Bei einigen Formen (Cystosira spec., Pycnophycus) jedoch sind Oogonien und Antheridien auf verschiedene Zonen des Konzeptakulums verteilt (Oogonien unten, Antheridien oben), und endlich gibt es zahlreiche Spezies, bei welchen die ungleichnamigen Geschlechtsorgane nicht bloß in verschiedenen Konzeptakeln stehen, sondern auch auf verschiedene Individuen verteilt, also zweihäusig sind (Fig. 454). Alles das wechselt häufig in derselben Gattung, z. B. sind Fucus vesiculosus und F. serratus zweihäusig, F. platycarpus dagegen ist zwitterig. Diese Regel wird allerdings durchbrochen. Vielleicht in Abhängigkeit vom Standort (Stomps) liefern Fucus vesiculosus und F. serratus eine Anzahl von hermaphroditen Exemplaren und umgekehrt kann F. platycarpus zweihäusig erscheinen. Einige Cystosiren führen am gleichen Sproß männliche, weibliche und zwitterige Konceptakeln (Sauvageau).

Die Oogonien werden von einer Stielzelle getragen, welche häufig (Fig. 457, *1*) über die Innenwandung des Konzeptakulums hervortritt, häufig auch in dieselbe eingesenkt erscheint. Bei Sargassum wird sogar das Oogon fast ganz von Wandungszellen umschlossen; die Stielzelle wird dann unkenntlich (Fig. 456, *11*). Das Oogonium enthält bei Fucus acht, bei Ascophyllum und Hormosira vier, bei Pelvetia zwei, bei fast allen anderen Gattungen eine Eizelle (Fig. 456, *8*, *9*). Wo deren mehrere vorhanden, sind sie gegen einander abgeflacht, solange noch die Entleerung nicht eingeleitet ist.

Die Entwicklung der Oogonien und der Eizellen wurde von mir untersucht, später von Gardner, Nienburg, Tahara u. a., über die Kernteilungen belehrten uns Farmer, Strasburger und vor allem Yamanouchi.

Die jungen Oogonien sind als plasmareiche Zellen in der Wandung des Konzeptakulums zu erkennen, sie wölben sich immer weiter vor und dann wird durch eine Querwand der Stiel vom Eibehälter selber abgetrennt. Die der Wandbildung voraufgehende Kernteilung läßt 64 Chromosomen erkennen, das ist die Zahl, welche auch in allen anderen Teilungen der Fucaceenpflanze wahrgenommen wird.

Das abgegliederte Oogonium vermehrt sein Plasma bedeutend und demgemäß seinen Umfang. Der Kern, welcher annähernd in die Mitte rückte, teilt sich bei allen untersuchten Gattungen; durch rasch aufeinander folgende Mitosen entstehen vier Kerne, welche sich ungefähr im Zentrum der Anlage sammeln, dann tritt eine gewisse Ruhe ein. Später

unterliegt jeder Kern einer nochmaligen Teilung, und nun verteilen sich diese acht annähernd gleichmäßig durch das Plasma des Oogoniums, das sich inzwischen noch vermehrt hat. Die Bildung der ersten vier Kerne kann man wohl als eine Tetradenteilung betrachten; um so mehr als besonders YAMANOUCHI nachwies, daß beim ersten Teilungsschritt die Zahl der Chromo-

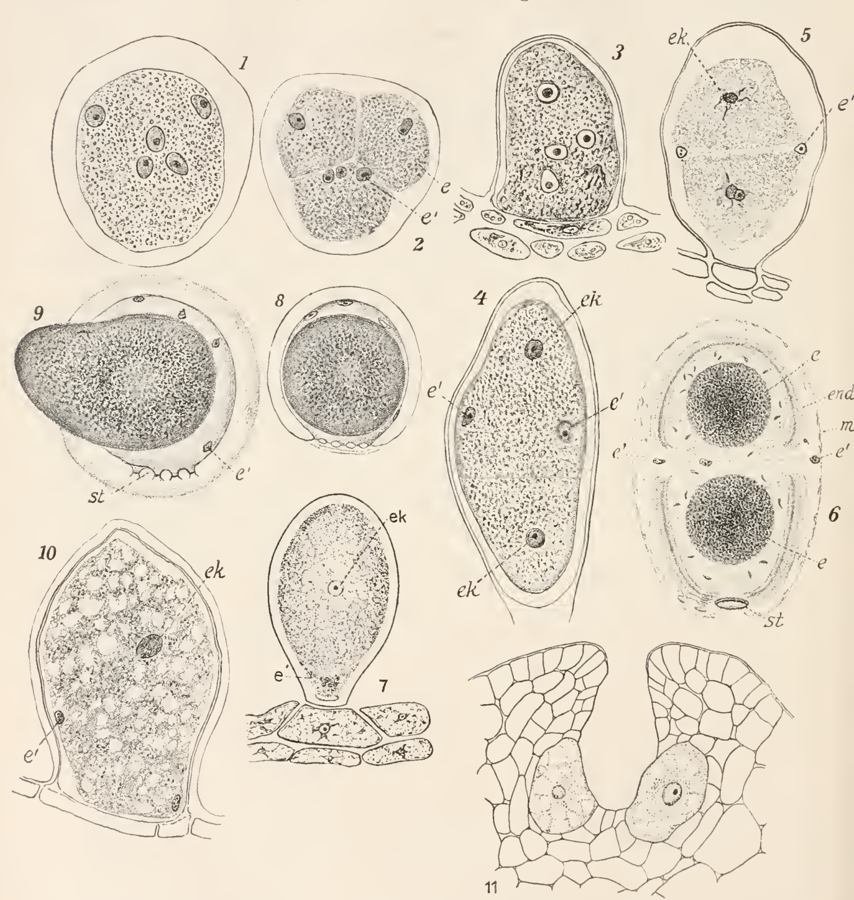


Fig. 456 n. OLTMANNS, THURET, NIENBURG und GARDNER. Oogon-Entwicklung und Entleerung. *1—2 Ascophyllum. 3—6 Pelvetia. 7 Hesperophycus. 8—10 Himanthalia. 11 Sargassum. e* Ei, *é* abortierte Eier, *ek* Eikern, *st* Stiel resp. dessen Rest, *end* Endochiton, *m* Mesochiton.

somen auf die Hälfte (32) reduziert wird. Diese Zahl ist dann natürlich auch im reifen Ei gegeben.

Das Verhalten der acht Kerne in den Fucaceen-Oogonien ist nun in den verschiedenen Gattungen verschieden.

Bei Fucus wird das Plasma gleichmäßig und restlos um die acht Kerne in acht Portionen geteilt, welche nun die Eier darstellen. Bei Ascophyllum dagegen konnte ich zeigen, daß das Plasma nur in vier Teile zerlegt wird. Jede so entstehende Eizelle erhält einen Kern, die vier überzähligen Kerne werden als überschüssig ausgeschaltet, indem sie meistens (Fig. 456, *4*, *5*) nach der Mitte des Oogoniums hin zusammengeschoben werden.

Pelvetia entwickelt (Fig. 456, *3*) nur zwei Eizellen mit je einem Kern, hier werden deren sechs ausgeschaltet und kommen in den Äquator des Oogoniums zu liegen (Fig. 456, *5*, *6*), wo sie schon THURET fand, ohne freilich ihre Bedeutung zu erkennen.

Sehr nett ist das Verhalten von Hesperophycus (GARDNER). Hier findet eine ungleiche Teilung statt, es entsteht eine große Zelle, das befruchtungsfähige Ei, mit einem Kern, und eine kleinere, welche alle überzähligen sieben Kerne aufnimmt (Fig. 456, *7*). Das führt hinüber zur Mehrzahl der Fucaceen (z. B. Himanthalia, Halidrys, Cystosira), hier tritt von den acht Kernen einer in die Mitte des Oogons, ihn umgibt fast das gesamte Plasma als ein einziges, oft riesiges Ei, die übrigen sieben Kerne werden ausgeschaltet, wandern an die Oogoniumwand (Fig. 456, *10*), und man kann mit Leichtigkeit sehen, wie dieselben dort hängen bleiben, wenn das Ei selber ausschlüpft (Fig. 456, *8*, *9*).

Daß unter den gegebenen Entwicklungsverhältnissen auch einmal zwei- oder gar mehrkernige Eier, ähnlich wie bei Sphaeroplea, in den verschiedenen Gattungen abnormerweise vorkommen, kann kaum wundernehmen.

Bei Hormosira ist das besonders häufig (GETMANN). In den Oogonien von Sargassum (Fig. 456, *11*,) vermißte SIMONS jegliche Teilung des Kernes, NIENBURG, dann TAHARA und SAUVAGEAU zeigten aber, daß die Mitosen verspätet einsetzen. Kurz vor dem Ausschlüpfen des Oogoniums aus dem Konzeptakulum werden die ersten vier Kerne gebildet, und erst wenn jenes frei vor der Öffnung liegt, teilen diese sich noch einmal. Von so gebildeten acht Kernen gehen sieben im Plasma der Eizelle zugrunde, ein Hinausschieben derselben aus dem Ei unterbleibt.

Ob die aus dem Ei ausgewiesenen Kerne von Plasma begleitet sind, ist unsicher, nur für Hesperophycus liegen die Dinge klar. Ich möchte aber doch glauben, daß überall Spuren des Zellplasmas mitgehen, um so mehr als SAUVAGEAU bei Cystosira die unbrauchbaren Kerne mehrere Tage lebend fand und auch sah, wie gelegentlich Spermatozoiden auf sie zusteuerten. Es handelt sich ja doch überall um reduzierte Eier. Fucus ist die am niedrigsten stehende Form, die anderen Gattungen haben sich zu eineiigen Oogonien emporgearbeitet, eine „Tendenz", die weiblichen Zellen zu vergrößern und an Zahl zu verringern, ist ja schon in anderen Gruppen, bei Grünalgen, bei Phaeosporeen usw. zu verzeichnen. In keiner Gruppe freilich liegen die Verhältnisse so klar und sind so sicher zu verfolgen wie bei den Fucaceen.

Schon auf ziemlich jungen Stadien konnten FARMER und WILLIAMS mehrere Schichten in der Membran der jungen Oogonien unterscheiden, es sind deren drei, welche sie Epi-, Meso- und Endochiton nennen (Fig. 457, *8*). Sie alle berühren an ihrer Basis die Wandung der Stielzelle, ohne daß in der Querwand selbst eine Differenzierung sichtbar würde. Der Exochiton ist durch einen breiten Zwischenraum, der Gallerte enthalten dürfte, vom Mesochiton getrennt. Letzterer liegt dem Endochiton zunächst dicht auf.

Von dieser innersten Schicht gehen, wohl bei allen mehreiigen Gattungen zarte Wände aus, welche zwischen die Eier eindringen und das Oogon der-

art fächern, daß in jedem Fach ein Ei liegt. FARMER und WILLIAMS konnten jene Gebilde bei Fucus und Ascophyllum nachweisen (Fig. 457, *7*), ich sah solche an Pelvetia und, durch jene Autoren aufmerksam gemacht, an Präparaten von Fucus, welche Herr MAILLEFER in meinem Institut gefertigt hatte. Damit stimmt überein, daß FARMER und WILLIAMS isolierte Fucuseier noch mit einer Membran umgeben fanden, welche sie als die Reste jener Scheidewände ansprechen.

Zwecks Entleerung der Eier reißt, zunächst bei Fucus, der Exochiton am Scheitel auf, und nachdem eine Loslösung von der Stielzelle stattgefunden, schlüpft das ganze Oogon, noch von Endo- und Mesochiton (Eisack) umgeben, aus dem zurückbleibenden Exochiton heraus (Fig. 457, *4*, *5*).

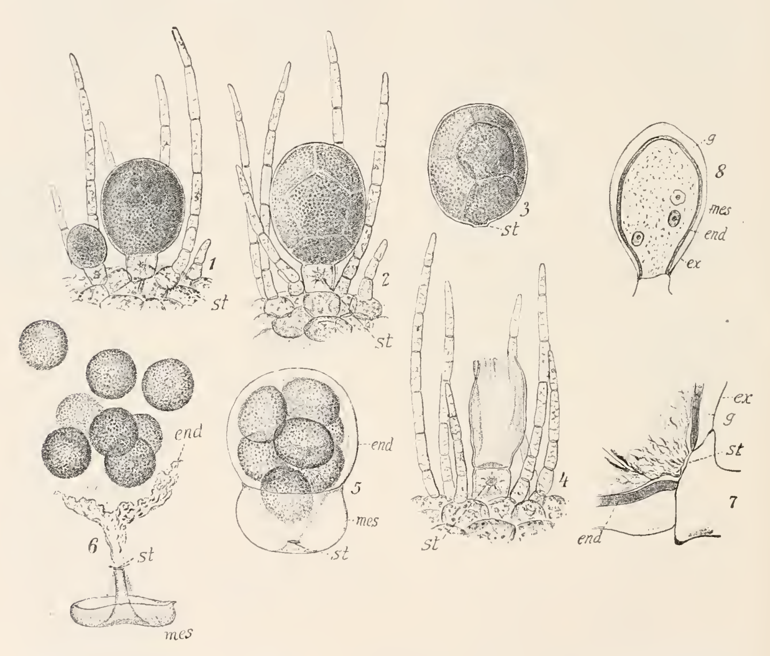


Fig. 457 n. THURET u. FARMER. *1—6* Oogonien von *Fucus* und deren Entleerung. *7—8* Längsschnitt durch ein Oogon resp. durch dessen Basis. *st* Stiel resp. dessen Narbe, *ex* Exochiton, *mes* Mesochiton, *end* Endochiton, *g* Gallerte.

Der eiförmige Körper gelangt durch den das Konzeptakulum füllenden Schleim vor die Mündung desselben, und hier findet — in Berührung mit dem Seewasser — völlige Öffnung statt. Der Endochiton quillt etwas auf, dadurch wird der Mesochiton auf dem Scheitel gesprengt und gleitet (Fig. 457, *6*), vielleicht infolge vorheriger Spannung, rückwärts gegen die Basis des Ganzen, die an der verdünnten ehemaligen Stielzellen-Querwand (die wie ein großer Tüpfel erscheint) noch deutlich erkennbar ist.

Schließlich wird der Endochiton gesprengt (Fig. 457, *7*) und mit ihm wohl die Scheidewände zwischen den einzelnen Eiern. Diese hatten schon

während der geschilderten Prozesse begonnen sich abzurunden und gelangen nun als völlig nackte, kugelige Körper in das umgebende Wasser.

Die Modalitäten der Entleerung sind bei Ascophyllum im wesentlichen dieselben wie bei Fucus, doch verquillt hier fast der gesamte Eisack.

Pelvetia streift Meso- und Endochiton nicht ab, sondern sie quellen nur in verschiedener Weise auf, wobei eine ziemlich komplizierte Struktur zum Vorschein kommt, die im einzelnen noch wenig studiert ist. Nur soviel ist klar, daß am äquatorialen Gürtel Quellung und Auflockerung am ausgiebigsten sind. Diese Stelle ist es denn auch, durch welche die Spermatozoiden den Weg zu den Eiern finden.

Auch bei allen eineiigen Fucaceen bleibt der Exochiton im Konzeptakulum, das austretende Ei ist von Endo- und Mesochiton umhüllt. Bei Himanthalia zieht sich das Ei von seinen Hüllen zurück und durchbricht sie dann seitlich (Fig. 456, *8*, *9*). Die degenerierten Eier bleiben hübsch an den ersteren kleben. Bei Cystosira (SAUVAGEAU) und bei Sargassum quellen die Hüllen des Eies ganz bedeutend, ähnlich wie bei Pelvetia müssen sich die Spermatozoiden durch die gequollenen Massen hindurch arbeiten.

Die Antheridien entstehen an reich verzweigten, fast farblosen, monosiphonen Fäden (Fig. 458), und zwar treten sie an die Stelle eines Seitenzweigleins, wie wir das so oft für Phaeosporeen hervorgehoben haben. Man kann hier am besten von einem Antheridienstand reden, und ein solcher entspricht natürlich einem Oogonienstand von Sarcophycus (Fig. 437, *1*) oder einem Einzeloogonium der anderen Gattungen.

Die männlichen Organe bilden zahlreiche Spermatozoiden, welche denen von Cutleria u. a. im wesentlichen gleichen. Die birnförmigen Körperchen tragen auch seitlich den Augenfleck (*a*, Fig. 458, *3*), und diesem entspringen die beiden verschieden gerichteten Geißeln. Kleine Abweichungen kommen vor. Bei Fucus u. a. sind die Samenkörper ziemlich spitz und von den Flanken her abgeflacht; bei Himanthalia, Cystosira u. a. dagegen nähern sie sich mehr der Kugelform und lassen außerdem eine sehr starke Verkürzung der rückwärts gerichteten Geißel erkennen.

Bei gewissen Cystosira-Arten (SAUVAGEAU) wie auch bei Pelvetia canaliculata fehlt der Augenfleck.

Die Entwicklung der Spermatozoiden studierten SCHMITZ, BEHRENS, STRASBURGER. RETZIUS, vor allem aber GUIGNARD, KYLIN und YAMANOUCHI. Wie alle vegetativen Teile der Pflanze so besitzen auch die verzweigten Träger der Antheridien 64 Chromosomen, und diese Zahl wird auch noch beibehalten, wenn das Antheridium durch eine Querwand von seinem Träger abgegliedert wird. Genau wie bei den Oogonien ist aber die erste Mitose im jungen Antheridium eine heterotypische, sie führt zur Bildung von nur 32 Chromosomen, und diese reduzierte Zahl wird in allen Teilungen bis zur Fertigstellung der Spermatozoiden wahrgenommen.

Es werden zunächst 32 Kerne gebildet; diese liegen (wie auf den jüngeren Stufen) gleichmäßig im Plasma verteilt (Fig. 458, *6*). Jetzt wird dieses durch fein punktierte Lamellen in Portionen geteilt (Fig. 458, *7*). Das sind aber noch nicht die endgültigen Anlagen der Spermatozoiden, vielmehr folgt nach KYLIN eine nochmalige Zerlegung von Plasma und Kernen, so daß deren nunmehr 64 Zellchen gegeben sind; immer noch getrennt durch die punktierten Flächen. Die anfangs in geringer Zahl vorhandenen Chromatophoren haben sich ebenfalls mehrfach geteilt, und jedem Kern wird ein solches beigegeben ehe die Zerlegung des Plasmas Platz greift. Anfangs ungefärbt werden die Chromatophoren später gelb und

wandeln sich dann vollständig in einen orangeroten Körper, den späteren Augenfleck um. Die kantigen Plasmamassen runden sich schließlich gegeneinander ab, und ungefähr um diese Zeit beginnt auch die Bildung der Geißeln. Sie nehmen nach Meves und Kylin ihren Ursprung aus einem Blepharoplasten, welcher vor dem Chromatophor angeordnet ist. Dieser entsteht nach Meves aus den zwei Centriolen. Die Geißeln umschlingen anfänglich den Körper des Spermatozoids, rollen sich aber ab und richten sich vor- bzw. rückwärts, wenn das Samenkörperchen, dessen Umrisse sich wohl noch etwas ändern, in der gleich zu schildernden Weise frei wird. Man

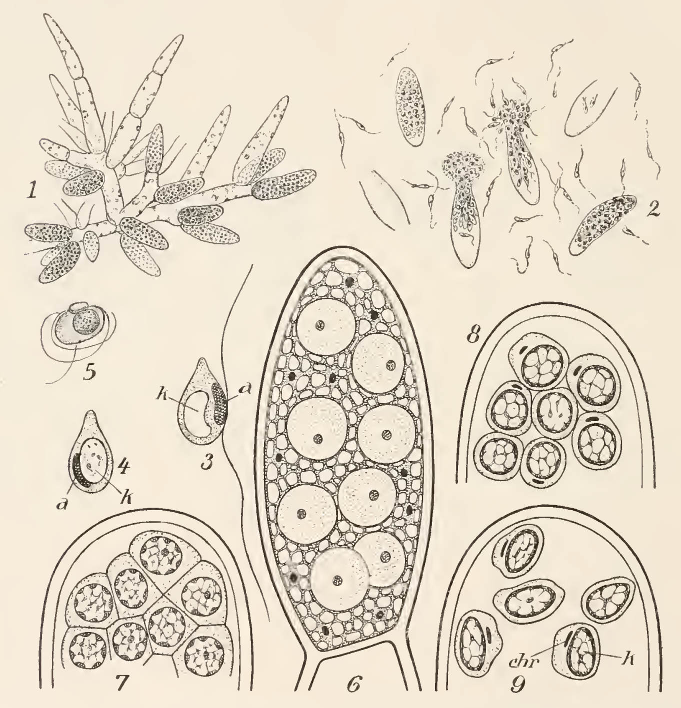


Fig. 458. *Fucus* n. Thuret, Guignard, Kylin. *1* Antheridienstand. *2* Einzelne Antheridien in der Öffnung begriffen. *3—5* Spermatozoiden, fixiert. *6—9* Entwicklung der Spermatozoiden im Antheridium. *a* Augenfleck, *k* Kern, *chr* Chromatophor.

sieht dann auch, daß die hintere Geißel über den Augenfleck hinwegläuft. Der Bau der Spermatozoiden wird immer noch etwas verschieden beschrieben. Guignards Angaben sind wohl nicht so genau, wie man einst annahm. Die Arbeit von Mangenot war mir nicht zugänglich. Nach Kylin liegt in der Mitte des Zellchens ein großer, nach den Zeichnungen (Fig. 458, *3*) etwas eingebuchteter Kern. Der Einbuchtung gegenüber liegt der Chromatophor mit dem Augenfleck. Der Kern ist im Zentrum inhaltsarm, hat aber an der Peripherie eine sehr dichte Plasmamasse.

Ich glaube, MEVES hat recht, wenn er diese als Chromatin anspricht. Dieser Forscher läßt im Gegensatz zu KYLIN und RETZIUS den Kern abgeflacht bis in die Spitze des Spermatozoides verlaufen. KYLIN stimmt dem neuerdings für Fucus Areschougii zu.

Die oben erwähnten körnigen Grenzflächen gehen nicht mit in der Bildung der Spermatozoiden auf, sie bleiben unbrauchbar liegen, müssen also wohl als Periplasma angesprochen werden. Unleugbar ist die Ähnlichkeit in der Entwicklung mit den Sporangien anderer Algen, nicht zuletzt mit den unilokulären der Phaeosporeen. Dort treten auch die eigenartigen Trennungsflächen auf.

Die Antheridienwand ist in der Gruppe der Fuco-Ascophylleae, bei Himanthalia usw. sicher, bei den anderen Gruppen wahrscheinlich mehrschichtig wie bei den Oogonien. Danach erfolgt auch die Entleerung der Spermogonien ähnlich wie dort. In einen Sack eingeschlossen, gelangen sie in den Schleim, welcher die Konzeptakeln ausfüllt und gleiten, wohl durch die Paraphysen geführt, aus der Öffnung heraus. Die Spermatozoiden werden frei durch Verquellen des Sackes an seinem Scheitel. Dieser besteht natürlich aus Meso- und Endochiton, aber ein Abstreifen des ersteren wird nicht wahrgenommen. Für Halidrys, Cystosira, Bifurcaria u. a. wird angegeben, daß die Spermatozoiden schon im Konzeptakulum an der Spitze des Antheridium austreten und dann zu einem Ballen vereinigt ins Freie gelangen. Dort erst beginnt die Bewegung. Wie weit sie bis dahin noch von einer Hülle umschlossen seien, ist mir nicht ganz klar.

Die Spermatozoiden sind nach BORDET chemisch nicht reizbar, wohl aber stark empfindlich für Kontakte.

Befruchtung. An den Küsten derjenigen Meere, welche einen regelmäßigen Wechsel der Gezeiten erkennen lassen, ist die Entleerung der Sexualorgane an diese vielfach gebunden. Die meisten Fucus-Arten, Ascophyllum, Himanthalia usw., welche zwischen der Hoch- und Niedrigwasserlinie wachsen, lassen ihre Oogonien und Antheridien zur Zeit der Trockenlegung austreten, und es ist ein leichtes, während der Ebbe die orangegelben Antheridien- oder die olivgrün-braunen Oogonienhaufen an solchen Fucaceen zu beobachten. Zu dieser Zeit sind die Eier resp. Spermatozoiden noch von den oben geschilderten Hüllen umgeben; erst wenn die Flut für Benetzung sorgt, werden die Sexualorgane vollends frei und die Befruchtung wird vollzogen. Altbekannt ist es auch, daß solche Fucaceen das beste Material abgeben, um den Sexualakt unter dem Mikroskop zu verfolgen. Man braucht nur die Konzeptakeln führenden Sproßteile rechtzeitig zu sammeln und in Uhrgläsern usw. mit Seewasser abzuspülen. Dann sieht man den oben geschilderten Öffnungsmechanismus sich vollziehen; man kann außerdem die Befruchtung jederzeit dadurch hervorrufen, daß man Eier und Spermatozoiden diözischer Arten zunächst getrennt sammelt und dann beliebig vereinigt.

Zeitweilige Trockenlegung ist aber für den Austritt der Sexualorgane keineswegs unerläßlich. Dieselben Arten, welche in der Nordsee ihre Oogonien und Antheridien zur Ebbezeit entleeren, tun dies in der Ostsee ganz normal bei ständiger Bedeckung mit Wasser, und für viele andere Formen wie Halidrys, Cystosira, Sargassum usw., welche niemals über die Wasseroberfläche emportauchen, gilt genau das gleiche. Eins aber dürfte auch diesen stets untergetauchten Tangen eigen sein: eine Periodizität in der Entleerung. FARMER und WILLIAMS betonen das ausdrücklich für

Halidrys, TAHARA für Sargassum. Darüber berichte ich im dritten Band noch einiges.

Der Mechanismus, welcher die Ausstoßung der isolierten Oogonien aus den Konzeptakeln besorgt, ist nicht im einzelnen klar. Der die letzteren füllende Schleim und dessen Quellung wird schon beteiligt sein, daneben auch wohl der Druck der Konzeptakelwandung auf diesen. Doch ist mir zweifelhaft, ob die beiden Faktoren, die zum Teil auch PIERCE wieder heranzieht, zur Erklärung ausreichen.

Vereinigt man in der oben beschriebenen Weise Oogonien und Antheridien von Fucus und anderen Fucaceen unter dem Mikroskop, so resultiert das seit THURET bekannte Bild (Fig. 459, *4*). Die Spermatozoiden stürzen in großer Zahl auf die großen nackten Eizellen, heften sich mit der vorderen Geißel fest und führen mit der rückwärts gerichteten sehr

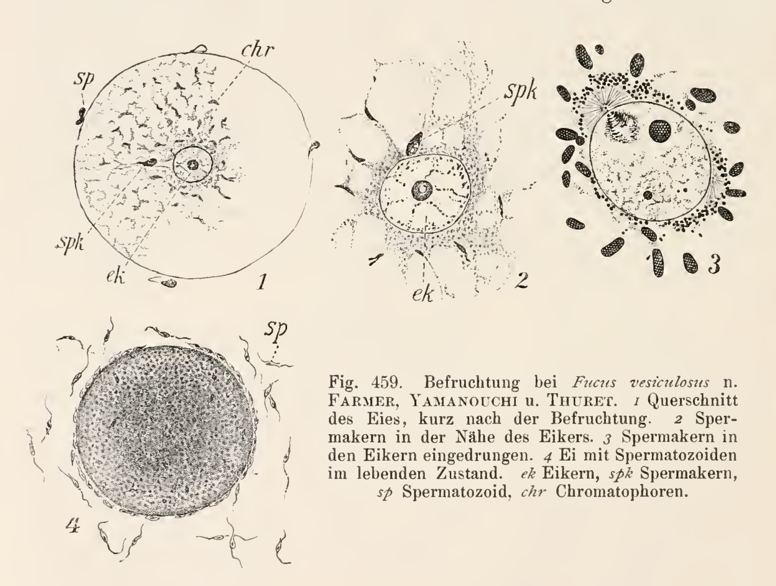


Fig. 459. Befruchtung bei *Fucus vesiculosus* n. FARMER, YAMANOUCHI u. THURET. *1* Querschnitt des Eies, kurz nach der Befruchtung. *2* Spermakern in der Nähe des Eikers. *3* Spermakern in den Eikern eingedrungen. *4* Ei mit Spermatozoiden im lebenden Zustand. *ek* Eikern, *spk* Spermakern, *sp* Spermatozoid, *chr* Chromatophoren.

lebhafte Bewegungen aus. Sind sie genügend zahlreich, so kann das Ei durch ihre Bewegung in Rotation versetzt werden. Das alles dauert aber nur wenige Minuten, dann plötzlich verlassen alle Spermatozoiden das Ei. Wie bei Ectocarpus ist dies der Moment, in welchem ein Spermatozoid mit dem Ei verschmolzen ist.

Die Vorgänge im Ei sind aus Fig. 459 ersichtlich. Wir schildern sie später genauer (Bd. 3).

Es braucht kaum betont zu werden, daß die Zygote wieder 64 Chromosomen enthält und mit solchen wandern auch alle Zellen der Fucuspflanze durchs Leben.

P a r t h e n o g e n e s i s ist in der Natur, soviel mir bekannt, bei den Fucaceen niemals beobachtet worden. OVERTON aber konnte die Eier von Fucus durch Behandlung mit Spuren von Essigsäure, Buttersäure usw. zur

parthenogenetischen Entwicklung bringen. Die Keimlinge dürften normal gewesen sein.

Da fast immer mehrere Fucaceen beisammen wachsen und auch ihre Geschlechtsorgane gleichzeitig entleeren, liegt die Frage nach etwaigen Bastarden sehr nahe. Tatsächlich ist auch eine Wechselbefruchtung möglich; THURET zeigte zuerst, daß Fucus vesiculosus (weiblich) durch F. serratus (männlich) erfolgreich befruchtet wird. SAUVAGEAU beschrieb dann später diesen Bastard, GARD einen solchen zwischen Fucus platycarpus und F. ceranoides. Das wäre freilich nicht verwunderlich, wenn man einige dieser Arten zu einer einzigen zusammenziehen müßte wie STOMPS das will. WILLIAMS erhielt Bastarde mit F. vesiculosus als Weibchen und Ascophyllum als Männchen; ebenso drangen Spermatozoiden von Fucus serratus in die Eier von Ascophyllum ein. In allen Fällen war die Weiterentwicklung der befruchteten Eier in der Kultur eine mäßige; bald blieb es bei der Umhüllung mit Membran, bald kamen etwas größere Keimpflanzen zum Vorschein, die aber auch schließlich zugrunde gingen. Das beweist nicht, daß nicht in der freien Natur die fraglichen Bastarde vorkämen. Der einzige Fall dieser Art aber ist meines Wissens bei WILLIAMS hervorgehoben, er fand eine Mittelform zwischen Ascophyllum und Fucus, die freilich einer genaueren Beschreibung noch harrt.

Andere Fortpflanzungsmodalitäten als die geschlechtliche spielen im Leben der Fucaceen keine nennenswerte Rolle. Irgendwelche ungeschlechtlichen Schwärmer, Brutknospen oder etwas ähnliches sind nicht bekannt. Nur durch Zerbrechen größerer Pflanzen kann eine Vermehrung erfolgen, doch geschieht das nur unter abnormen Lebensverhältnissen, wie das oben für Ascophyllum scorpioides, Sargassum usw. erwähnt wurde.

Verwandtschaften.

Die Phaeophyceen lassen sich nicht mit irgend welchen höheren Algen in Verbindung bringen; von Anklängen an die grünen oder gar roten Algen ist keine Rede. Die Braunalgen bilden offensichtlich einen Stamm für sich, der genau wie die Chlorophyceen auf Flagellaten zurückgeht. Aber auf welche? SCHERFFEL wollte von Phaeocystis und Phaeococcus über Phaeothamnion die Brücke zu den niedersten Ectocarpeen bauen. Ich habe das immer für gewagt gehalten und die neueren Untersuchungen haben, wie besonders PASCHER ausführte, jene Hypothese keineswegs gestützt. Die Zellen der soeben erwähnten Gattungen haben einen von einem Ectocarpusschwärmer so abweichenden Bau, daß man Ähnlichkeiten nicht recht herauszufinden vermag. Deshalb will PASCHER eine besondere Gruppe der Phaeophyta schaffen, die er von allen bislang bekannten Flagellaten vorläufig wenigstens loslöst.

Aber selbst wenn wir die Verbindung mit Phaeothamnion anerkennen, so bleibt der Sprung von den Flagellaten zu den niedersten Phaeophyceen ein außerordentlich großer, denn die Ectocarpeen mit ihren Sporangien, Gametangien usw. sind schon weit differenzierte Formen. Es fehlen eben bislang im Reiche der Braunalgen Zwischenglieder, wie sie bei den Grünalgen in Chlamydomonas, Protococcoideen, Ulothrix usw. gegeben sind, und wir werden noch sehen, daß auch zwischen den höheren Gruppen derselben die Bindeglieder nur spärlich sind.

Tatsächlich stehen die 7 Gruppen, welche wir auf S. 2 herausschälten, ziemlich isoliert nebeneinander. Immerhin versuchen wir die gegenseitigen Beziehungen aufzudecken.

Wir gingen (S. 6) bei der Behandlung der Ectocarpales von den verzweigten buschförmigen Ectocarpus-Arten aus, betrachteten die Polster und Krusten als reduzierte Formen und gliederten die höheren in haplo- und polystiche Gruppen, das braucht nicht wiederholt zu werden.

Über die Herleitung der Sphacelariales von den Ectocarpaceen sind wohl alle Autoren einig und meistens waren es fädige Formen, an welche der Anschluß gesucht wurde. So benutzte Reinke zeitweilig die Ectocarpee Istmoplea als Übergangsglied. Später aber hat er den Anschluß an ganz anderer Stelle gesucht, nämlich bei den epiphytisch-scheibenförmigen Gattungen Lithoderma usw. Danach stellt dann Battersia (S. 86) die Verbindung zwischen letzterer und Sphacelaria unter der Annahme her, daß die langen Sprosse der Sphacelarien sekundäre Bildungen der Scheiben sind. Sphacella wird (S. 86) als ein abgeleiteter Typus betrachtet. Zweifellos kann man nicht blos für die Sphacelarien, sondern auch für andere Algen sich vorstellen, daß Fadenformen phylogenetisch aus einfachen Scheiben hervorgehen, und speziell für unsere Gruppe ist die Auffassung deshalb vertretbar, weil die Ontogenie dafür ins Feld geführt werden kann; entwickeln sich doch die Fäden erst ziemlich spät aus den Sohlen.

Ich glaube aber doch, daß Battersia und Sphaceloderma spezifisch retrograd entwickelte Formen sind und suche meinerseits den Anschluß der Sphacelarien an Ectocarpus selber, indem ich Sphacella als Zwischenglied anspreche. Mir scheint die Vorstellung nicht so schwierig, daß interkalar wachsende Ectocarpusfäden allmählich zur Entwicklung einer Scheitelzelle vorschritten, etwa so, wie ich das für die Spermatochnaceen plausibel zu machen suchte (S. 37). Eine solche Scheitelzelle wird zunächst noch relativ unansehnlich sein, wie bei Sphacella; von hier ausgehend hat sie sich aber zu einem ganz charakteristischen und auffälligen Organ herausgebildet; und in Verbindung damit sind dann die ursprünglich monosiphonen Fäden polysiphon geworden. Schließlich trat in den Sproßsystemen (Cladostephus usw.) eine Arbeitsteilung ein, welche fast ebenso weit geht, wie bei den Phanerogamen (s. auch Sauvageau).

Die Cutleriales reihen sich unter Vermittlung der Giffordiaceen zwanglos an die Ectocarpaceen an und, wenn unsere auf S. 172 gegebene Darstellung richtig ist, wird man wohl auch die Tilopteridales auf Giffordia-ähnliche Pflanzen zurückführen unter der Annahme, daß die Oogamie weitere Fortschritte gemacht hat. Eins freilich unterscheidet diese beiden Gruppen von den Ectocarpeen, das ist der Wechsel von geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Individuen, der bei den Cutleriales sichergestellt, bei den Tilopteridales sehr wahrscheinlich gemacht ist. Bei den ersteren fällt der Phasenwechsel mit dem Wechsel der Generationen zusammen. Da wir bei den Ectocarpales über diese Frage nichts wissen, ist es natürlich schwer, die ersten Anfänge jenes Wechsels aufzuzeigen.

Noch auffallender gestaltet sich der Generations- und Phasenwechsel bei den Laminarien im weitesten Sinne; er klingt völlig an die gleichnamigen Prozesse bei Farnen an. Den Vorkeim (Gametophyten) jener Familie könnte man wohl von den Giffordien herleiten. Die Verzweigung wurde schwächer, die weiblichen Gameten verloren vollends die Beweglichkeit; der große Sporophyt würde eine Neubildung darstellen. Wie sich dieser herausgebildet habe, steht dahin; und klar ist auch nicht, wie sich die Beziehungen z. B. zu den Cutlerien gestalten; wird man doch die Frage stellen können, ob nicht Chorda bzw. Laminaria eine weiter entwickelte Aglaozonia sei. Dann läge die in anderen Reihen längst bekannte Reduktion des Gametophyten, die Förderung des Sporophyten vor.

Am schärfsten tritt jene dann bei den **Fucales** in die Erscheinung. STRASBURGER war wohl der erste, welcher den Sachverhalt auf Grund der Kernteilungen richtig erkannte. KYLIN u. a. haben seine Auffassungen bestätigt, nachdem der Gametophyt der Laminarien entdeckt war.

Die Fucus-Pflanze ist der Sporophyt, dieser sollte wie Laminaria Sporangien bilden; allein die Anlagen der ungeschlechtlichen Organe entwickeln sich sofort zu den Oogonien und Antheridien weiter; diese sind alles, was von dem Gametophyten übrig geblieben ist. Daraus erklären sich die Reduktionsteilungen in den Oogon- bzw. Antheridien-Anlagen. Von den Laminarien zu den Fucaceen führt also ein analoger Weg wie von den Farnen zu den Samenpflanzen.

Die Dictyotales stehen etwas isoliert, wie schon früher SAUVAGEAU betonte. Nach ihrer Wachstumsweise könnte man sie als verbreiterte Sphacelarien ansprechen. Wie von den Ectocarpeen die Cutlerien, so könnten von der obigen Gruppe die Dictyoten ausgegangen sein unter Herausdifferenzierung geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Individuen. Die Hypothese schwebt stark in der Luft, weil wir bislang auch bei den Sphacelarien noch keinerlei Andeutung von einem regelrechten Wechsel der Fortpflanzungsorgane haben. Aber wir wissen auch nicht, was die Zukunft bringt.

Literatur.

AGARDH, J. G., Species, genera et ordines Algarum 1848. **1.**
ARESCHOUG, J. E., Phyceae novae et minus cognitae in maribus extraeuropaeis collectae. Acta Soc. scient. Upsal. 1854. Ser. 3. **1.**
ASKENASY, Algen. Forschungsreise S. M. S. „Gazelle". **4.**
BARTON, E. S., Systematic and structural account of the genus Turbinaria. Transact. Linn. Soc. Lond. 2 ser. Bot. 1891. **3**, 215.
—, Xiphophora Billardieri Mont. MURRAYS Phycological Memoirs 1893. Part II, Nr. 6.
BORDET, J., Contributions à l'etude de l'irritabilité des spermatozoides chez les Fucacées. Bull. de l'Acad. Bruxelles 1894. **27**, 863.
BOWER. On the Development of the Conceptacle in the Fucaceae. Quart. Journ. micr. sc. 1880. **20.**
DODEL-PORT, Biologische Fragmente. I. Cystosira barbata. II. Exkretionen der sexuellen Plasmamassen vor und während der Befruchtung usw. Kassel 1885.
FARMER, J. B., and WILLIAMS, J. LL., Contributions to our Knowledge of the Fucaceae, their Life-history and Cytology. Phil. Trans., B., 1898. **190**, 623—645.
GARD, M., Sur un hybride des Fucus platycarpus et F. ceranoides. Compt. rend. 1910. **151**, 888—890.
GARDNER, N. L., Variations in Nuclear extrusion among the Fucaceae Univ. California publ. Bot. 1910. **4**, 121.
—, New Fucaceae. Ebenda, 1913. **4**, 317.
GETMANN, M. R., Oogenesis in Hormosira. Bot. Gaz. 1914. **58**, 264.
GRABENDÖRFER, J., Beitr. z. Kenntnis der Tange. Bot. Ztg. 1885. **43.**
GREVILLE, R. K., Algae britannicae etc. Edinburgh 1830.
GRUBER, E., Über Aufbau und Entwicklung einiger Fucaceen. Biblioth. botanica 1896. **38.**
GRUNOW, A., Additamenta ad cognitionem Sargassorum. Verh. zool.-bot. Ges. Wien. 1915. **65**, 329—448.
GUIGNARD, L., Développement et constitution des anthérozoides des Fucacées. Journ. de Micrographie 1889. **13**, 183.
—, Développement et constitution des anthérozoides. Revue générale de botanique 1889. **1.**
HANSTEEN, B., Studien zur Anatomie und Physiologie der Fucoideen. Pringsh. Jahrb. 1893. **24.**
HARVEY, W. H., Phycologia australica. 1858—1863.
—, Phycologia britannica. London 1846.
HICK, TH., Protoplasmatic continuity in the Fucaceae. Journ. of bot. 1885. **255**, 97.
HOLTZ, F. L., Observations on Pelvetia. Minnesota bot. Studies. 1903. **3**, 23.

Hooker, J. D, Fl. Novae Zelandiae. London 1853.
Kniep, H., Beiträge zur Keimungsphysiologie und -biologie von Fucus. Pringsh. Jahrb. 1907. 44. 635—724.
Kny, L., Das Scheitelwachstum einiger Fucaceen. Bot. Ztg. 1875. 33, 450.
Kuntze, O., Sargassum und die Sargassosee.
Küster, E., Normale und abnorme Keimungen bei Fucus. Ber. d. d. bot. Ges. 1906. 24, 522.
Kützing, Tabulae Phycologicae Bd. 10—11. Nordhausen 1860—61.
Kylin, H., Über den Bau der Spermatozoiden der Fucaceen. Ber. d. d. bot. Ges. 1916. 34, 194—202.
—, Bemerkungen über den Bau der Spermatozoiden der Fucaceen. Ebenda, 1920. 38, 74.
le Touzé, Contribution à l'étude histologique des Fucacées. Revue gén. de bot. 1912. 24, 33.
Magnus, P. gibt Notizen über Scheitelwachstum und Verzweigung der Fucaceen in den Sitz.-Ber. d. Ges. naturf. Freunde zu Berlin 1872. Bot. Ztg. 1872. **32**, 720.
Mangenot, La structure des anthérozoides des Fucacées. Compt. rend. 1922. **172**, 1198.
Meves, Fr., Zur Kenntnis des Baues pflanzlicher Spermien. Arch. f. mikr. Anatomie. 1918. 21^2, 272.
Meyen, F. J., Reise um die Erde usw. 1834/35.
Mitchell, M. O., Notheia anomala Bail et Harv. Murrays Phycol. Memoirs 1893. P. 2. Nr. 7.
Mollet, On the structure of Hormosira Billardieri. Transact. and Proc. of New-Zealand Instit. 1880. **13**.
Murray, G., Notes on the Morphology of the Fucaceae. Murrays Phycol. Memoirs 1893. P. 2. 29.
Nienburg, W., Die Oogonentwicklung bei Cystosira und Sargassum. Flora. 1910. **101**, 167—180.
—, Die Konzeptakelentwicklung bei den Fucaceen. Zeitschr. f. Bot. 1912. **5**, 1—40.
Nordhausen, M., Über die Haarbildungen der Fasergrübchen und Konzeptakeln von Fucus vesiculosus. Ber. d. d. bot. Ges. 1910. 28, 288.
Oltmanns, F., Beiträge zur Kenntnis der Fucaceen. Bibliotheca botanica 1889. **14**.
Overton, J. B., Artificial parthenogenesis in Fucus. Science 1913. **37**, 841—844.
Pascher, A, Über Flagellaten und Algen. Ber. d. d. bot. Ges. 1914. **32**, 136.
Pierce, G., Extension of the gametes in Fucus. Torreya 1902. **2**, 134. Ref. Bot. Centralbl. **90**, 431.
Postels, A. et Ruprecht, F. J., Illustrationes algarum Oceani pacifici imprimis septentrionalis. 1840.
Reinke, J., Beiträge zur Kenntnis der Tange. Pringsh. Jahrb. 1876. **10**, 317.
—, Über Fucus vesiculosus. Bot. Ztg. 1875. **33**.
Retzius, G., Über die Spermien der Fucaceen. Arch. f. Bot. 1905/6. **5**.
Roe, M. L., The development of the conceptacle in Fucus. Bot. Gaz. 1916. **61**, 231—246.
Rosenvinge, R., Undersøgelser over ydre faktorers inflydelse paa organdannelser hos planterne. 1888.
Rostafinski, Beiträge zur Kenntnis der Tange. H. 1. Leipzig 1876.
Sauvageau, C., Sur l'hybride de Fucus vesiculosus et F. serratus. C. r. soc. biol. 1909. **67**, 833.
—, Sur le passage des conceptacles aux cryptes pilifères des Fucacées et sur les pédicelles cryptifères. Ebenda 1911. 468—470.
—, Sur les Cystoseira à anthérozoides sans point rouge. Ebenda 1911. 472—473.
—, Sur la vie indépendante des noyaux expulsés dans l'oogone des Fucacées et la possibilité de leur fécondation. Ebenda 1911. 470—472.
—, A propos des Cystoseira de Banyuls et de Guéthary. Bull. stat. biol. d'Arcachon 1912. 1—424.
Simons, E. B., A morphological study of Sargassum Filipendula. Contrib. from the Hull. Bot. Laborat. Bot. Gaz. 1906. **41**, 161.
Stottsberg, Carl, Botanische Ergebnisse der schwedischen Expedition nach Patagonien und dem Feuerlande 1907—1909. VIII. Marine Algae. 1. Phaeophyceae. Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar 1921. **61**, H. 11.
Smith Lorrain, A., Coccophora Langsdorfii Grev. Murrays Phycological Memoirs.
—, Seirococcus axillaris Grev. Murrays Phycological Memoirs.
Stomps, Th. J., Etudes topographiques sur la variabilité des Fucus vesiculosus L., platycarpus Thur. et ceranoides L. Rec. inst. Léo Errera. 1911. **8**, 326—377.
Strasburger, E., Kernteilung und Befruchtung bei Fucus. Pringsh. Jahrb. 1897. **30**, 351.
—, Zur Frage eines Generationswechsels bei den Phaeophyceen. Bot. Ztg. 1906. $\mathbf{64}^{2}$, 1.

TAHARA, M., On the periodical liberation of the Oospheres in Sargassum. The bot. Magazine Tokyo 1909. **23**, 151.

—, Oogonium liberation and the embryogeny of some Fucaceous algae. Journ. coll. sci. Tokyo 1913. **23**.

THURET, G., Recherches sur la fécondation des Fucacées, suivies des observations sur les anthéridies des Algues. Ann. d. sc. nat. Sér. 4, T. **2** und **3**. 1854—1855.

THURET et BORNET, Etudes phycologiques 1878.

TONI, DE, Sylloge algarum etc. III. Fucoideae. Patavii 1895.

—, Systematische Übersicht der bisher bekannten Gattungen der echten Fucoideen. Flora 1891.

VALIANTE, R., Le Cystoseirae del golfo di Napoli. Fauna und Flora usw. 1883. **7**.

WHITTING, F. G., Sarcophycus potatorum Kütz. MURRAYS Phycological Memoirs.

WILLE, N., Bidrag til Algernes physiologiske Anatomi. Sv. Vetensk. Akad. Handlingar 1885. **21**.

—, Siebhyphen bei den Algen. Ber. d. d. bot. Ges. 1885. **3**, 29.

—, Om Fucaceernes Blaerer, Bihang till Svenska Vetensk. Akad. Handl. **14**. Afd. 3. 1889.

—, Der anatomische Bau bei Himanthalia Lorea (L.) Lyngb. Jahrb. f. wiss. Bot. (Pringsh.) 1910. **47**, 495—539.

WILLIAMS, J. LL., New Fucus Hybrids. Ann. of Bot. 1899. **13**, 187.

WINKLER, H., Über den Einfluß äußerer Faktoren auf die Teilung der Eier von Cystosira barbata. Ber. d. d. bot. Ges. **18**, 297—306.

WOODWORTH, W. M., The apical cell of Fucus. Ann. of bot. 1887—1888. **1**, 203.

YAMANOUCHI, SH., Mitosis in Fucus. Bot. Gaz. 1909. **47**, 173.

YENDO, K., The Fucaceae of Japan. Journ. of the Coll. of science, Tokyo 1907. **21**.

Bangiales.

Die Bangiales mit der einzigen Familie der Bangiaceen werden vielfach zu den Florideen gerechnet; deshalb bringe ich sie auch an dieser Stelle gleichsam als Vorläufer für die letzteren. Völlig überzeugt bin ich freilich nicht, daß der gewählte Platz der richtige ist.

Bangiaceae.

Die Familie wird gebildet durch die sehr einfach gebauten Gattungen Bangia, Porphyra, Porphyropsis, Erythrotrichia und Erythrocladia, denen sich eventuell noch einige andere anreihen. Bangia erinnert an Gomontia unter den Prasioleen (S. 313). Porphyra repetiert eine Ulva, Erythrotrichia etwa die Ectocarpee Pogotrichum.

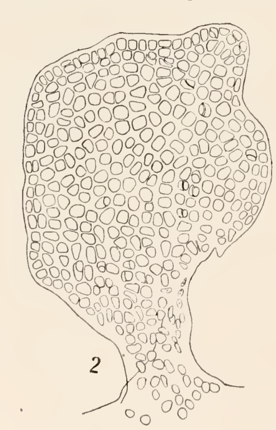


Fig. 460 n. Rosenvinge. *Porphyropsis coccinea.* *1* junge, *2* ältere Pflanze.

Die Pflanzen leben mit Vorliebe in der l i t o r a l e n R e g i o n, Bangia atropurpurea kommt z. B. bei Neapel auf Felsen usw. vor, die zeitweilig von Wasser entblößt sind. Porphyra gedeiht dort ähnlich und wächst auch überall in der Fucaceenregion des Nordens; sie spannt nicht selten ihre dunkel-blauroten Lappen bei Ebbe über den bloßliegenden Fucussprossen aus. Gewisse Arten gehen sogar in die Spritzzone.

Besonnung schädigt die Pflanzen ebensowenig wie das Austrocknen, falls es nicht übermäßig lange andauert. Ihre Widerstandsfähigkeit ergibt sich in dem Ertragen von konz. Glyzerin, ja von Alkohol nach Berthold zu erkennen.

Manche Bangiaceen dringen in brackiges Wasser vor; z. B. wächst Bangia pumila Aresch. nach Darbishire auch in den sehr salzarmen Teilen der Ostsee und B. atropurpurea Ag. ist sogar in Bäche und Flüsse Europas und Amerikas emporgestiegen.

Die Familie ist in allen Meeren vertreten, doch werden wohl die gemäßigten Zonen vor den Tropen bevorzugt.

Die Beobachtungen von Thuret, Bornet, Janczewski, Reinke, Rischawi u. a. haben zwar den Aufbau der Thallome klar gelegt, allein jene Autoren erkannten die Fortpflanzungsmodalitäten nicht vollständig und nicht richtig. In dieser Beziehung ist erst durch Berthold volle Klarheit geschaffen, spätere Autoren, z. B. Joffè, Darbishire, Kjellman, Hus,

Kylin, Börgesen, Rosenvinge und Jshikawa haben seine Angaben bestätigt und in mancher Beziehung (besonders floristisch) erweitert.

Der Thallus von Bangia ist ein unverzweigter, aufrechter Faden, welcher, im Jugendstadium aus einer Zellreihe zusammengesetzt, sich einfach mit der verbreiterten Basalzelle nach dem Muster von Ulothrix festheftet. Später bilden die unteren Zellen Hyphen, die, am Faden abwärts wachsend, für weitere Befestigung am Substrat sorgen. Das freie Ende

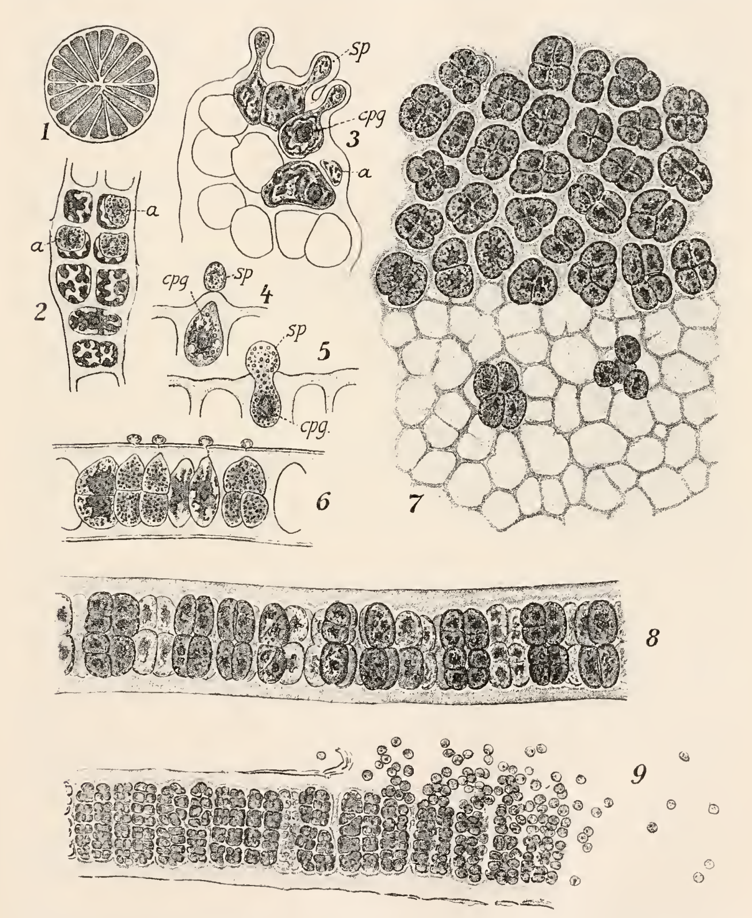


Fig. 461 n. Thuret, Berthold u. Reinke. *1 Bangia atropurpurea.* Querschnitt des Thallus. *2 Erythrotrichia obscura* mit Antheridien (*a*). *3* Dies. mit Karpogonen (*cpg*), welche durch Spermatien (*sp*) befruchtet sind. *4* Dies.; Karpogon (*cpg*) mit anhaftendem Spermatium (*sp*). *5* Dies. im Moment der Befruchtung. *6 Porphyra leucosticta*; befruchtete und unbefruchtete Karpogone *7, 8 Porphyra laciniata*; reife Karposporen von der Fläche des Thallus resp. im Querschnitt desselben. *9* Dies. mit Antheridien.

des Thallus verlängert sich anfänglich durch interkalare Querteilungen der Gliederzellen, später aber treten in diesen allen sukzessive ziemlich zahlreiche Längswände auf, welche sämtlich radiär gestellt sind (Fig. 461, *1*).

Goniotrichum hat monosiphone Fäden, welche eine „unechte" Verzweigung nach dem Muster der Blaualgen besitzen. Bangiopsis ebenfalls verzweigt, zerlegt den Hauptstamm durch zahlreiche Wände in einen ziemlich dicken zylindrischen Körper, von welchem dann die Seitenäste als monosiphone Haare ausstrahlen.

Porphyra entwickelt wie Bangia anfänglich einen monosiphonen Faden; die Basis bleibt gerundet und bildet durch äußerlich verlaufende Hyphen eine oft recht feste Haftscheibe; die Spitze aber wird durch entsprechende Teilungen in eine breite, oft mehr als handgroße Fläche zerlegt, welche bei manchen Spezies einschichtig bleibt, bei anderen aber in eine doppelte Zelllage zerfällt.

Porphyropsis (Fig. 460) bildet (Rosenvinge) in der Jugend Polster, diese werden später kugelig, erhalten eine Höhlung und reißen endlich an der Spitze auf, sodaß nunmehr flache einschichtige Lappen gegeben sind, ganz wie bei Monostroma, Omphalophyllum u. a.

Erythrotrichia bildet eine kleine Sohle. Aus ihr erheben sich unverzweigte Fäden, welche einreihig bleiben können, nicht selten aber durch Längsteilungen in ihren oberen Regionen auf dem Querschnitt mehrzellig werden (Fig. 461, *2*, *3*, 462).

Bei Erythropeltis ist der ganze Thallus auf eine mäßig große Scheibe reduziert, welche einer Sohle durchaus entspricht. Ähnlich ist Erythrocladia.

Die Zellen der Bangiaceen sind besonders charakterisiert durch das Chromatophor, welches von einem Zentrum, in dem das Pyrenoid liegt, nach allen Richtungen hin Strahlen entsendet. Letztere verbreitern ihre Enden gern in der peripheren Plasmaschicht zu Scheiben oder Bändern. Porphyropsis hat zerschlitzte ausgebuchtete Platten, welche der Wand anliegen, aber kein Pyrenoid führen.

Die Färbung ist eine sehr wechselnde: schwärzlich, blaurot, violett bis gelb. Die ersteren Färbungen treten im Schatten, die letzteren bei intensiver Besonnung auf. Rote und blaue Farbstoffe verdecken in wechselnder Menge das Chlorophyll. Nach Kylin, wie nach Nakano und Higashi (s. Ishikawa), handelt es sich um Phykoerythrin und Phykocyan wie bei den Florideen (s. diese).

Der Zellkern liegt nach Darbishire bei Bangia pumila nahe an der Zellwand, also seitlich; dasselbe fand Ed. Gruber bei anderen Bangia-Arten, Wieslouch und Ishikawa bei Porphyra. Die von Ishikawa beobachteten Teilungen sollen ein Mittelding zwischen Mitose und Amitose darstellen. Es handelt sich nach dieser Angabe um eine primitive Durchschnürung weniger Chromosomen.

Die Zellmembran ist an den normalen Individuen dünn. Beim Eintrocknen aber, sowie bei Reagenzbehandlung quellen die inneren Schichten stark auf, während außen eine resistente Cuticula sichtbar wird, wie Berthold das schildert.

Die ungeschlechtliche Vermehrung geschieht durch unbewegliche Sporen (Monosporen). Bei Bangia und Porphyra kündigt sich die Bildung derselben durch Vermehrung des Inhaltes, eventuell auch durch Häufung von Reservestoffen in gewissen Zellen an. Letztere teilen sich bei Porphyra ein- oder meist zweimal durch feste, miteinander gekreuzte Wände.

Bei Bangia treten einige radiäre Wände zu den alten hinzu, auch hier also erfährt der Thallusbau keine nennenswerte Modifikation. Nach Vollzug der erwähnten Teilungen schlüpft der Zellinhalt durch eine wohlumschriebene Öffnung in der Wand aus und stellt nunmehr eine gerundete Monospore dar. Da die Bildung und Entleerung der letzteren von der Spitze resp. vom Rande der Pflanzen her beginnt, und gegen die Basis vorschreitet, die entleerten Zellen aber zerstört werden, bleiben schließlich nur die untersten Regionen der Pflänzchen übrig.

Die Monosporen der Erythrotrichien, auch die von Porphyropsis, entstehen ein wenig anders, hier sammelt sich in einer und zwar meist in der oberen äußeren Ecke der Zellen (Fig. 462, *1*) reichlich Plasma und wird dann durch eine schräg gestellte, einwärts gebogene Wand abgeschnitten. Der Inhalt der so gebildeten kleineren Zelle schlüpft später durch eine Öffnung aus (Fig. 462, *1*). Die Wand der größeren, inhaltsarmen Zelle legt sich gegen die letztere und damit ist der ganze Raum der ursprünglichen Zelle wieder ausgefüllt. In ihr kann sich dann die Sporenbildung mehrfach wiederholen. Die befreiten Monosporen führen — auch auf Reize hin — ruckweise Bewegungen aus, das bewegende Organ ist unbekannt.

Die Monosporen der Porphyra- und Bangia-Arten sind rund, solange sie im Wasser schweben; in Berührung mit festen Körpern aber zeigen sie amöboide Bewegungen, welche bis zu 48 Stunden andauern können. Ein ausgiebiger Ortswechsel scheint damit nicht verbunden zu sein.

Für die sexuelle Fortpflanzung werden Spermatien und Eizellen entwickelt.

Die Spermatien entstehen bei Bangia und Porphyra durch wiederholte Teilungen von zahlreichen Thalluszellen. Die Teilung setzt mit einer Wand ein, welche der Thallusoberfläche parallel geht, dann folgen weitere senkrecht zu ihr und zu einander bis im Maximum 64 Zellchen aus einer Mutterzelle entstanden sind (Fig. 461, *9*). In ihnen treten die Chromatophoren vollständig zurück. Endlich werden die Wände sämtlicher beteiligten Zellen aufgelöst und die Spermatien gelangen als völlig nackte einkernige Zellchen ins Wasser (Fig. 461, *9*). Auch hier wird die ganze Pflanze bis auf die basalen Zellen zur Spermatienbildung verbraucht.

Bei Erythrotrichia entspricht die Entstehung der Spermatien völlig derjenigen der Monosporen (Fig. 461, *2*).

Die Oogonien (Prokarpien) sind nichts anderes als etwas vergrößerte Thalluszellen, von denen sie sich im übrigen inhaltlich kaum unterscheiden. Nur zeigen sie Neigung, sich über die Thallusoberfläche auszudehnen resp. kleine papillenartige Fortsätze (Fig. 461, *4*) zu bilden. Joffé sah gelegentlich lange fast trichogyn-ähnliche Fortsätze. Falls diese regelmäßig bei bestimmten Formen auftreten, würden sie von Bedeutung sein. Bislang ist mir die Sachlage nicht ganz klar.

An die Außenmembran dieser weiblichen Zellen gelangen nun die Spermatien allein mit Hilfe der Meeresströmungen. Sie haften dort fest und umgeben sich mit Membran. Alsdann wird zwischen der weiblichen und männlichen Zelle durch partielle Auflösung der zwischenliegenden Membranen eine mehr oder weniger breite kanalartige Kommunikation hergestellt (Fig. 461, *5*). Der Inhalt des Spermatiums wandert in die Eizelle hinüber und damit wird die Befruchtung vollzogen (Fig. 461, *3*, *6*). Dieser Prozeß verläuft bei allen Gattungen gleich.

Nach der Befruchtung schwillt die Zygote (Oospore) von Erythrotrichia ein wenig an, dann verläßt der plasmatische Inhalt die Membran als nackte

Zelle. Bei Bangia und Porphyra zerfällt die Zygote gewöhnlich in acht (seltener weniger) Zellen mit festen Wänden (Fig. 461, *6*, *7*, *8*). Der Inhalt dieser letzteren, den wir Karpospore nennen (Janczewski sprach von Oktosporen), trittnackt heraus (Fig. 461, *7*) und ist wie derjenige der Monosporen zu amöboider Bewegung befähigt.

Die Zerlegung der Zygote in die Karposporen erfolgt sukzedan unter jeweiliger Teilung der Kerne. Ishikawa bemerkte, zumal nach der ersten Teilung, neben den normalen kleinere Kerne in den eben geteilten Zellen. Er vermutet, daß diese Erscheinung mit einer Reduktion zusammenhänge. Die Sache bedarf aber wohl sehr der Prüfung, weil er ganz Ähnliches auch für die Teilungen in den Antheridien angibt.

Da besonders bei Porphyra die Zellen des nämlichen Thallusabschnittes zu verschiedener Zeit befruchtet werden, und demnach auch die Karposporen zu verschiedenen Zeiten entlassen, erhält die ganze Pflanze oft ein geschecktes Aussehen.



Fig. 462 n. Bornet u. Thuret. *1 Erythrotrichia ceramicola* mit Monosporen (*m*). *2 Rhodochaete parvula*; Zweig mit Monosporen. *3* Dies.; einzelnes Monosporangium. *4* Dies.; entleerte Monospore.

Die oben geschilderten Monosporen sowohl, als auch die Karposporen keimen nach Sistierung der amöboiden Bewegung und Umhüllung mit Membran sofort aus. Von ersteren ist es sicher, von letzteren wahrscheinlich, daß sie direkt zu neuen Pflanzen werden.

Jedenfalls ist ein Ruhestadium bei beiden Sporenarten nicht gegeben. Wie so viele Algen, persistieren auch die Bangiaceen in der ungünstigen Jahreszeit durch die basalen Teile, welche das ganze Jahr zu finden sind.

Die Verteilung der ungeschlechtlichen und der Sexualorgane ist nicht überall gleich. Porphyra leucosticta zeigt die verschiedenartigen Organe am gleichen Individuum auf verschiedene Streifen verteilt. Andere Arten resp. Gattungen dagegen lassen in der Regel dreierlei Individuen erkennen, die nicht immer in gleicher Zahl auftreten, z. B. gibt Berthold an, daß die weiblichen Exemplare der Erythrotrichien ziemlich selten sind. Kylin fand von Bangia an der schwedischen Westküste nur ungeschlechtliche Pflanzen; Rosenvinge sah in den dänischen Gewässern viele männliche und weibliche Individuen.

Daß äußere Faktoren die Art der Fortpflanzung beeinflussen, ist nicht erwiesen, immerhin zu vermuten, denn man weiß durch Berthold, daß

unter gewissen Bedingungen schon ganz junge Exemplare von Porphyra und kleine Sohlen von Erythrotrichia Monosporen bilden können.

Die Keimpflanzen aus den Monosporen sind etwas anders gestaltet, als diejenigen aus den Karposporen; das sahen schon THURET und BERTHOLD, KYLIN macht erneut darauf aufmerksam. Das Extrem aber berichtet YENDO, nach ihm gehen aus den ungeschlechtlichen Sporen alsbald neue Zellflächen hervor, aus den Karposporen aber entwickeln sich wenig verzweigte monosiphone Fäden, welche Mikro- und Makrogameten (beweglich) in besonderen Zellen erzeugen. OKAMURA, ONDA und HIGASHI erklären diese Bildungen — zweifellos mit Recht — für parasitische Chytridien. Sie sahen freilich auch Unterschiede in der Keimung verschiedener Sporen bei verschiedenen Arten, glauben aber, daß diese davon abhängen, ob die Karposporen normal oder vorzeitig entleert werden, was besonders in Kulturen häufig erfolgen mag.

In Ermangelung ausreichender Kenntnisse über deren Fortpflanzung könnte man neben die Bangiaceen noch die Gattung Rhodochaete (Fig. 462, *2—4*) setzen. (BORNET, SCHMITZ).

Die reich verzweigten Fäden, welche ausschließlich durch Teilung der Endzelle wachsen, haben bandförmig-gelappte Chromatophoren in ihren Zellen. Bekannt sind nur Monosporen, welche sich im wesentlichen wie diejenigen der Erythrotrichien bilden, indem am Oberende der Fadenzellen eine kleinere durch eine Uhrglaswand abgeschnitten wird.

In der Not reiht der Algolog an die Erythrotrichien für gewöhnlich auch noch die seltsame Gattung Compsopogon, die vorläufig unter den Bangiales den am wenigsten schlechten Platz findet. Trotz der Angaben von MONTAGNE, SCHMITZ, ARCANGELI und THAXTER, von denen die des letzteren wohl die besten sind, weil sie lebendes Material berücksichtigen, fehlt noch viel zur genauen Kenntnis der in fließendem Wasser wärmerer Länder vorkommenden Alge.

Porphyridium.

Das zunächst von NÄGELI einigermaßen sauber beschrieben und richtig benannte Porphyridium cruentum hat wechselvolle Schicksale erlebt; es wurde zu zahlreichen Algenfamilien in Beziehung gebracht, bald sollte es eine Protococcoidee, bald eine Cyanophycee sein usw. Es häufen sich aber doch zuverlässige Untersuchungen, nach welchen es sich um eine primitive Bangiacee handeln möchte.

Die Zellen sind, in eine strukturierte Schleimmasse eingebettet, zu einem ein- bis zweischichtigen Lager vereinigt. Sie vermehren sich durch wiederholte Zweiteilung. Jede Zelle hat eine Schleimhülle und nach LEWIS und ZIRKLE ist diese einseitig zu einem Stiel verlängert auf dem jene sitzt. Schon SCHMITZ zeichnete und beschrieb ein sternförmiges Chromatophor, das die Zellmitte einnimmt und im Zentrum ein Pyrenoid führt. Der Kern liegt seitlich fast der Wand angedrückt. Diese Angaben bestätigen LEWIS und ZIRKLE; sie sahen ferner Mitosen, die freilich etwas primitiv dreinschauten. Die Beobachtungen von BRAND lassen sich mit dem Gesagten schon in Einklang bringen. Nachdem PHIPSON erklärt hatte, daß der Farbstoff kein Phykoerythrin sei, wies MOLISCH nach, daß es sich doch um den charakteristischen Farbstoff der Rotalgen handle. KYLIN u. a. bestätigten das. Sonach neigen die meisten der erwähnten Forscher dazu, Porphyridium cruentum zu den Bangiaceen zu zählen, und das leuchtet schon ein, wenn man die Bilder vergleicht, welche sorgfältige Forscher von dem Zellbau der Bangiaceen einerseits, des Porphyridium andererseits geben. Abweichende Meinungen freilich werden bis auf den heutigen Tag vertreten, z. B. plaidierte STAEHELIN für einen Zusammenhang mit den Cyanophyceen.

Lewis und Zirkle glauben, daß verschiedene Forscher vielleicht verschiedene Algen vor sich hatten. Was sie selbst, was Nägeli, Schmitz, Brand u. a. vor sich hatten, was Kufferath in Reinkultur zog, war die echte Form; was Staehelin beschrieb, war entweder etwas ganz anderes — oder er hat den Zellen dermaßen mit Reagentien zugesetzt, daß die wichtigsten Organe des Plasmaleibes unkenntlich wurden.

Verwandtschaften.

Lagerheim bezeichnet auf Grund einiger Andeutungen bei Bornet-Thuret und Schmitz die Organe der Prasiola, welche wir Aplanosporen nannten, als Tetrasporen. Darin kommt eine Anschauung über die systematische Stellung der Bangiales zum Ausdruck, die in Schmitz einen eifrigen Verfechter fand. Nach ihm sind die Bangiales an die Prasiolaceen anzuschließen. Auch Ischikawa, Setchell und Gardner betonen neuerdings diese Beziehungen, sie wollen die Prasiola und ihre Verwandten einfach mit den Bangiales vereinigen.

Die in beiden Familien sternförmige Gestalt der Chromatophoren läßt eine solche Auffassung tatsächlich zu, und die abweichende Färbung dürfte kein unbedingtes Hemmnis sein. Sehen wir doch, daß bei typisch grünen Algen, z. B. bei Bryopsis, rote Farbstoffe vorkommen. Allein erwiesen dürfte noch nichts sein.

So sehr nun auch Schmitz, Ishikawa, Setchell u. Gardner u. a. über die Beziehungen zu den Prasiolaceen einig sind, so sehr weichen sie in der Suche nach der Wurzel der Bangiaceen von einander ab. Schmitz stellte etwa die Reihe Ulothrix-Ulva-Prasiola auf und ich bin ihm in der ersten Auflage gefolgt. Bestimmend dafür war das Wachstum durch interkalare Teilungen, ohne nennenswerte Bevorzugung bestimmter Zellen und die Erwägung, daß es sich um unbeweglich gewordene Schwärmer auch bei den Bangien handeln könne. Ihre Monosporen mögen auf Zoosporen, ihre Spermatien und Eizellen auf bewegliche Gameten zurückgehen. Wenn bei Aphanochaete die Eizelle unbeweglich liegen blieb, wenn gleichzeitig das Spermatozoid seine Beweglichkeit einbüßte, könnten Erscheinungen zu Stande kommen, welche an Bangia wenigstens entfernt erinnern.

Dagegen hat Ishikawa vielleicht nicht ganz mit Unrecht den Einwand erhoben, daß die Kerne der Ulotrichaceen und der Ulvaceen viel höher differenziert sind als diejenigen der Bangiaceen und so kommt er zunächst dazu, Porphyridium mit seinem primitiven Kern, der stark an die Bangiaceen anklingt, als den Anfang der Bangialen-Reihe anzusprechen. Davon kann man reden. Wenn er nun aber weiter die Cyanophyceen als diejenige Gruppe bezeichnet; von welcher die vorgenannten Formen ausgehen, so fehlt dafür einstweilen ein ausreichender Beweis. Möglich, daß weitere Studien über den Zellbau der Blaualgen jene Vermutungen bestätigen, aber einstweilen sind sie noch nicht so weit gediehen, daß man Bestimmtes sagen könnte. Ich gestehe offen, daß ich in diesem Punkt äußerst skeptisch bin, wenn ich auch anerkenne, daß die Ähnlichkeit der Farbstoffe und manches andere jene Fragen anregt.

Für Schmitz endigen die Bangien blind als Seitenglied der Ulotrichales, für andere beginnt mit ihnen das große Reich der Florideen. Das war Bertholds Meinung, dem wir ja die beste Untersuchung dieser Familie verdanken; ihm folgten andere. Börgesen sprach von den Protoflorideae und Ishikawa unterstreicht neuerdings diese Auffassung. Ich vermute, daß auch sonst in der Literatur ähnliche Angaben vorhanden sind, die ich nicht zu erreichen vermag.

Literatur.

Arcangeli, G., Sul Compsopogon Corinaldi e sopra alcune altre piante. Bull. della soc. bot. it. 1898. 7.

Berthold, Zur Kenntnis der Siphoneen und Bangiaceen. Mitt. d. zool. Stat. Neapel. 1880. 2, 72.

—, Bangiaceen des Golfs von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. Fauna und Flora des Golfs. 1882. 8.

Börgesen, F., The marine Algae of the Danisch West-Indies. II Rhodophyceae 1915 bis 1920.

Bornet, Les algues de P. K. A. Shousboe. Mém. soc. sc. nat. et math. de Cherbourg 1892. 3 sér. 28.

Darbishire, O. V., Über Bangia pumila Aresch., eine endemische Alge der östlichen Ostsee. Wiss. Meeresunters. Abt. Kiel. 1898.

Hus, H. T., An account of the species of Phorphyra found on the Pacific coast of North America. Proc. Californ. acad. of sc. 3d. ser. 2, 173—240.

Janczewski, E., Études anatomiques sur les Porphyra et sur les propagules du Sphacelaria cirrhosa. Ann. sc. nat. bot. 1873. 5 sér. 17, 241.

Joffé, R., Observations sur la fécondation des Bangiacées. Bull. soc. bot. de France 1896. 43, 143.

Johnson, T., The systematic position of the Bangiaceae. N. Notarisia 1894. 636.

Jshikawa. M., Cytological studies on Porphyra tenera Kjellm. Bot. Magazine Tokyo 1921. 35, 206.

Kjellman, F. R., Japanske Arter of slägtet Porphyra. Bihang till svenska vet. Akad. Handlingar 1897. 23³ Nr. 4.

Kuckuck, Bemerkungen zur marinen Algenoegetation von Helgoland. II. Wiss. Meeresunters. von Kiel und Helgoland. 1897. 2.

Kylin, Harald, Über die Entwicklungsgeschichte der Bangiaceen. Arkiv för Botanik, 1921. 17, Nr. 5.

Montagne, Cryptogamia guyanensis etc. Ann. sc. nat. bot. 1850. 3. sér. 14, 283.

Nakano, H. and Higashi, M., Experiments on the colouring Matters of Porphyra tenera (Japanisch). Rep. of the imp. Bureau of Fisheriers 1917. 13.

Okamura, K., Onda, K. and Higashi, M., Prelminary notes on the development of the carpospores of Porphyra tenera Kjellm. Botan. Magazine 1920. 34. 131—135.

Reinke, J., Über die Geschlechtspflanzen von Bangia fusco-purpurea Lyngb. Pringsh. Jahrb. 11, 274. Dazu Goebel, Botan. Ztg. 1878. 36, 199. Reinke, ebenda. 36, 299.

Rischawi, L., Zur Entwicklungsgeschichte von Porphyra leucosticta Thur. Schr. d. neuruss. Ges. d. Nf. 1873. 2, 150.

Rosenvinge, K., The marine algae of Denmark. pt. 1. Kgl. danske Vidensk. Selsk. Skrifter. 1909. 7 ser. Naturw och Math. 7.

Schmitz, Fr., Bangiales in Engler-Prantl.

—, Chromatophoren der Algen. Bonn 1882.

Setchell and Gardner, Phycological Contributions I. Univers. Californ. Publ.; Botany 1920. 7.

Thaxter, R., Note on the Structure and Reproduction of Compsopogon. Bot. Gaz. 1900. 29, 259.

Thuret, G., Études phycologiques. 1878.

Wieslouch, S. M., Zur Anatomie der Zelle der Porphyra. Bull. jard. imp. de St. Pétersbourg 1908.

Artari, Al., Untersuchungen über Entwicklung und Systematik einiger Protococcoideen. Diss. Basel.

Brand, F., Über das Chromatophor und die systematische Stellung der Blutalge. (Porphyridium cruentum). Ber. d. d. bot. Ges. 1908. 26ª, 463 und 540.

—, Über Beurteilung des Zellbaus kleiner Algen mit besonderem Hinweis auf Porphyridium cruentum Naeg. Ber. d. d. bot. Ges. 1917. 35, 454—460.

Kufferath, H., Note sur la physiologie et la morphologie de Porphyridium cruentum Naeg. Bull. soc. roy. bot. Belg. 1913. 52, 286.

Lewis, I. F., and Zirkle, C., Cytology and systematic position of Porphyridium cruentum Naegeli. Am. Journ. of Bot. 1920. 7, 333—340

Molisch, Hans, Untersuchungen über das Phykokyan. Sitz.-Ber. d. Wiener Akad. Math.-nat. Kl. 1906. 115.

Naegeli, C., Gattungen einzelliger Algen, 1847.

Phipson, Sur la matière colorante du Palmella cruenta. Comp. rend. 1878. 89, 316 und 1078.

Staehelin, M., Zur Cytologie und Systematik von Porphyridium cruentum Naegeli. Ber. d. d. bot. Ges. 1916. 34, 893—901.

X. Rhodophyceae.

In diese große Gruppe, die man auch als Florideen bezeichnet, schließe ich, wie schon aus dem vorhergehenden Abschnitt ersichtlich ist, die Bangiales nicht ein; ich folge damit, abweichend von manchen Algologen und Systematikern, der Auffassung von Schmitz, die noch besprochen werden soll.

Nach Abzug jener Familie verbleibt im Reiche der Florideen noch eine ungeheure Menge von Formen, welche sich in ihrem vegetativen Aufbau ungemein verschieden verhält, in ihrer Fortpflanzungsweise aber doch derart einheitlich ist, daß über die Zugehörigkeit einer Alge zu der großen Familie niemals Zweifel herrschen, sobald man die Sexualität erkannt hat.

Um uns zunächst einmal über den Lebensgang und die charakteristischen Merkmale der Florideen zu orientieren, verfolgen wir hier Aufbau und Fortpflanzung einer der einfachsten unter ihnen, wir wählen naturgemäß Chantransia.

Dieselbe stellt (Fig. 463) ein monosiphones System verzweigter Fäden dar, welches mit einer Sohle dem Substrat aufsitzt, etwa wie ein Stigeoclonium.

An kurzen Seitenästen (Fig. 463, *2*) erzeugt eine solche Pflanze Monosporen als ungeschlechtliche Fortpflanzungsorgane. Die Endzelle des Zweigleins schwillt stark auf, häuft Reservesubstanzen an und entläßt schließlich durch einen Riß den ganzen Inhalt. Dieser, die Monospore, stellt eine nackte Zelle dar, welche sich kugelig abrundet und sehr bald zu einer neuen Pflanze heranwächst. Das erste Zeichen der Keimung ist die Umhüllung mit Membran.

Bei anderen Florideen treten an Stelle der Monosporen die Tetrasporen, kurz gesagt, entwickelt ein Behälter (Tetrasporangium) an Stelle einer vier nackte Sporen, welche durch Teilung des Inhaltes gebildet wurden. Sie verhalten sich wie die Monosporen.

Die Geschlechtsorgane der Chantransia entstehen getrennt von den Monosporen auf anderen Individuen. Die männlichen Organe sind Antheridien, d. h. kleine, farblose Zellen, welche in unserem, wie in den meisten Fällen zu größeren Gruppen (Antheridienständen) vereinigt sind (Fig. 463 *ast*).

Jedes einzelne Antheridium entläßt seinen Inhalt als Spermatium, welches der Membran und ebenso der Bewegungsorgane entbehrt. Im übrigen gleicht es den Spermatozoiden der grünen und braunen Algen in allem Wesentlichen.

Die weiblichen Organe sind die Karpogone (Fig. 463, *4*, *5*), annähernd flaschenförmige Zellen, welche mit einem langen, farblosen Fortsatz — der Trichogyne — endigen. Der Bauchteil des Karpogoniums enthält Chromatophor und Zellkern, die Trichogyne nur farbloses Protoplasma.

An die letztere werden die bewegungslosen Spermatien durch die Wasserströmung getrieben, sie bleiben kleben und vereinigen ihren Inhalt



Fig. 463 n. BORNET u. THURET. *1* Zweig von *Chantransia corymbifera* Thur. mit Antheridienständen (*ast*). *2* Stück desselben, stärker vergr. *3* Zweig derselben Alge mit Monosporen (*m*). *4* dass. mit Karpagonen (*cpg*). *6 Nemalion multifidum*, Zweig mit Antheridienstand und Karpogon; letzteres mit Spermatien. *5*, *7* dass.; Entwicklung der Karposporen (*csp*).

mit dem des Karpogoniums (Fig. 463, *4*, *5*). Nachdem das geschehen, wird die Trichogyne vom Bauchteil des weiblichen Organs durch einen Gallertpfropf abgegliedert, um alsbald zu schrumpfen und abzusterben. Aus dem Bauchteil, den man jetzt als Oospore, auch als Zygote, wenn man will, bezeichnen kann, wachsen Büschel ganz kurzer Fäden hervor (Fig. 463, *4*, *6*, *7*); diese schwellen an ihren Enden in ähnlicher Weise auf wie die Monosporen bildenden Zweige, und sie entlassen schließlich, wie diese, nackte Zellen, die wir als Karposporen zu bezeichnen gewöhnt sind. Die Karposporen keimen alsbald, indem sie sich mit Membran umgeben.

Aus Gründen, die wir später im einzelnen erörtern, nennen wir die relativ großen, fädigen Pflänzchen der Chantransia (z. B. Fig. 463, *1*) und alle ihnen homologen Körper der anderen Gattungen den Gametophyten; dieser ist imstande, Monosporen (Tetrasporen) oder Antheridien und Karpogone zu erzeugen. Dem gegenüber nennen wir das Produkt der befruchteten Eizelle (der Oospore, Zygote) den Sporophyten; er erzeugt die Karposporen.

Der Sporophyt ist nun zwar bei dem in Fig. 463, *5*—*7* wiedergegebenen Nemalion und dessen nächsten Verwandten ganz ähnlich gestaltet wie bei Chantransia, bei den meisten Gattungen der Florideen gewinnt er aber eine abweichende Form; er wird bei gewissen Gruppen relativ stark entwickelt, bei anderen dagegen erscheint er erheblich, oft auf eine Zelle, reduziert. Da die angedeuteten Varianten ganz typische sind, hat SCHMITZ in erster Linie nach diesen die Familien und Gattungen der Florideen geordnet. Seinem Beispiel sind mit Recht alle neueren Algologen gefolgt.

In den nach der Form des Sporophyten aufgestellten Gruppen erweisen sich dann auch vielfach die Gametophyten als ähnlich, z. B. bei den Rhodomelaceen, Delesseriaceen usw.; das geht so weit, daß man die erwähnten und auch andere Familien ohne weiteres aus ihren vegetativen Organen diagnostizieren kann. Indes immer trifft das nicht zu, wir kennen ebensogut Gruppen, in welchen zwar die Sporophyten ähnlich, die Gametophyten recht unähnlich sind, und deshalb wird es schwierig, ja fast unmöglich, die einzelnen Familien der Rhodophyceen in derselben Weise zu behandeln, wie etwa diejenigen der Chlorophyceen. So ziehe ich es denn vor, vergleichend zuerst den Gametophyten, dann den Sporophyten abzuhandeln.

Ehe wir dazu übergehen, erinnere ich an die altbekannte Tatsache, daß die typische Farbe der Rhodophyceen ein schönes Rot ist, bedingt durch Phycoerythrin, welches in den Chromatophoren das Chlorophyll überdeckt. Vielfach in Abhängigkeit von der Außenwelt erscheinen aber andere Nuancierungen, z. B. Violett, Braunrot usw. auf der einen, Blaugrün usw. auf der anderen Seite.

Die Florideen finden sich durch alle Meere aller Zonen verbreitet, und es ist kaum zu sagen, ob sie irgend eine Region bevorzugen. Viele von ihnen sind auf hohen Salzgehalt angewiesen und verschmähen schon salzärmere Meere, andere aber besiedeln auch diese, und manche Florideen sind sogar in das Süßwasser eingewandert. Batrachospermum z. B. bewohnt stehende wie fließende Süßwässer, Lemanea-, Tuomeya-, Chantransia-, Delesseria-Arten leben in kalten, raschfließenden Bächen usw. Daß solche Formen aus dem Meere ziemlich spät eingewandert sind, soll im dritten Bande des Buches wahrscheinlich gemacht werden; hier sei nur darauf hingewiesen, daß Bostrychia Moritziana durch ihr Vorkommen im Süß- wie im Salzwasser solche Wanderungen plausibel macht.

Durch Agardh, Harvey, Kützing und viele andere haben zwar die Florideen eine systematische Bearbeitung erfahren, allein jene Autoren haben uns über Entwicklungsgeschichte und Fortpflanzung nicht immer hinreichend belehrt. Durch die Arbeiten von Thuret und Bornet, sowie durch Janczewski u. a. wurde zwar eine gute Kenntnis der letzteren angebahnt, doch erst durch Schmitz gewann man, wie schon in den vorhergehenden Zeilen angedeutet wurde, einen vollen Einblick in die komplizierte Entwicklung der Florideenfrüchte. Seinem Verdienste tut es keinen Abbruch, wenn Oltmanns später die doppelte Befruchtung, welche Schmitz annahm, auf einfachere Weise erklärte. Schmitz hat auch die Entwicklungsgeschichte des vegetativen Thallus überall bei seinen Untersuchungen berücksichtigt und für die systematische Anordnung der Gruppen, wenn auch erst in zweiter Linie, verwertet. Vieles was er in dieser wie in anderer Richtung gefunden, ist nicht in größeren Publikationen veröffentlicht, sondern in konzentriertester Form in seiner Florideenbearbeitung bei Engler-Prantl niedergelegt, und so habe ich dieses Werk hier vielfach benutzt. Freilich war es nicht immer leicht, aus ihm das Richtige herauszulesen, denn die an sich schon wenig durchsichtige Schreibweise unseres Algologen hat nicht gerade durch die Redaktionstätigkeit gewonnen, welche Hauptfleisch nach Schmitzs Tode vollziehen mußte.

Teils vor Schmitz, teils gleichzeitig mit ihm haben verschiedene Forscher einzelne Florideenfamilien entwicklungsgeschichtlich studiert und monographisch bearbeitet. Ich nenne Sirodots Schriften über Batrachospermum und Lemanea, Bertholds Arbeit über die Nemastomaceen, des Grafen Solms Monographie der Corallinaceen und Falkenbergs Buch über die Rhodomelaceen.

In neuester Zeit hat Kylin entwicklungsgeschichtliche Daten über eine größere Zahl nordischer Florideen gegeben, auch bei Kuckuck, Rosenvinge, Börgesen u. a. finden wir manches. Trotzdem sind noch vielfache Lücken vorhanden, die ausgefüllt werden sollten.

Über die modernen zytologischen Untersuchungen, die erhebliche Aufklärung brachten, gibt der spätere Abschnitt Aufschluß.

A. Aufbau der vegetativen Organe.

Im anatomischen Aufbau der Rhodophyceen lassen sich zwei Typen unterscheiden; man kann von einem Zentralfaden- und (im Anschluß an Schmitz, Wille u. a.) von einem Springbrunnentypus reden. Im ersten Fall ist die Grundlage des ganzen Baues gegeben durch einen einzigen monosiphonen Faden, der mit einer Scheitelzelle wächst und durch mannigfach variierende Zweigbildungen das Gerüst für sehr verschiedene Thallome darstellt. Beim zweiten Typus tritt an Stelle der einen Achse eine Mehrzahl von parallel verlaufenden Längsfäden. Sie nehmen die Mitte der Sprosse ein und entsenden nach der Peripherie radiale Äste. Mit Spitzenwachstum begabt, schließen sie am Scheitel zu einem mehr oder weniger dichten Bündel oder Büschel zusammen, das im Längsschnitt springbrunnenartig erscheint.

Die beiden Typen verteilen sich auf die verschiedenen Verwandtschaftskreise recht ungleichmäßig. Die große Gruppe der Ceramiales (Ceramiaceen, Delesseriaceen, Rhodomeleen) folgt fast einheitlich dem Zentralfadentypus; in der Reihe der Nemalionales und der Cryptonemiales, wie auch bei Gigartineen, Rhodophyllideen usw. sind nah verwandte Gattungen oder Gruppen

von solchen bald nach dem einen, bald nach dem anderen Typus gebaut. Überraschend ist das nicht, die Jugendstufen sind vielfach gleich, und nur leichte Abänderungen in der Entwicklung führen bald den einen, bald den anderen Bau herbei.

1. Nemalionales und Cryptonemiales.

a) Zentralfaden-Typus.

Gloeosiphoniaceae-Nemastomaceae.

Wir greifen aus den zahlreichen hierher gehörigen Gattungen zunächst die Gloeosiphoniaceen Thuretella (Crouania Shousboei) und Gloeosiphonia sowie die Nemastomacee Calosiphonia als Beispiele heraus, weil von ihnen gute Bilder und Beschreibungen BORNETS und KUCKUCKS vorliegen, nachdem allerdings schon NÄGELI einiges über den Aufbau berichtet hatte.

Die fraglichen Algen erscheinen makroskopisch als reich monopodial verzweigte Sproßsysteme (Fig. 465, *1*), welche sich nicht selten schleimig anfühlen. Schon mit bloßem Auge oder wenigstens mit der Lupe erkennt man eine mehr oder weniger ausgeprägte Querringelung, die aus Fig. 365, *1* u. *2* auch ohne Beschreibung ersichtlich sein dürfte.

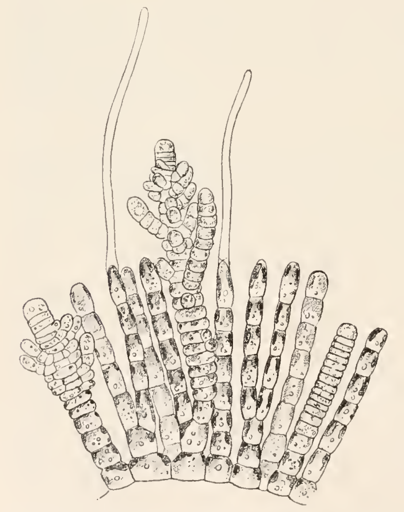


Fig. 464. *Gloesiphonia capillaris*. Orig. KUCKUCK. Sohle mit jungen Sprossen.

Die Jugendformen unterrichten am besten über den Aufbau. Gloeosiphonia bildet aus der keimenden Spore zunächst eine mehr oder minder dicht zusammenschließende Sohle (Fig. 464). Aus dieser erheben sich nach KUCKUCK zahlreiche Fäden, von welchen die meisten ein begrenztes Wachstum haben, und nur der Assimilation dienen. Einige wenige aber verlängern sich unter wiederholten Querteilungen. Sie stellen die jungen Langtriebe dar. An ihnen macht sich sehr rasch eine Scheitelzelle bemerkbar, die nun arbeitet und erhalten bleibt, bis die Pflanze ausgewachsen ist. Aus ihren Segmenten, die zunächst ganz flach sind, werden schon in geringer Entfernung vom Scheitel Vorstülpungen sichtbar (Fig. 464). Sie stehen zu viert in wirteliger Anordnung, aber sie bilden sich nicht gleichzeitig, sondern nacheinander. Sind sie einmal angelegt, so strecken sich die Segmente und werden zu den Zellen der Zentralachse, welche uns jedes Quetschpräparat und jeder Schnitt von einem erwachsenen Langtrieb offenbart (*ca* Fig. 465, *5*, *8*). Kurz vor ihrer endgültigen Ausbildung werden die Gliederzellen der Mittelachse, die immer einreihig bleibt, meist derbwandig, sie werden offenbar mechanisch in Anspruch genommen. Die Vorstülpungen an den Segmenten

werden zu den Seitenachsen, die gemäß ihrer Anlage dauernd die Wirtelstellung beibehalten. Während aber die Mittelachse vermöge ihrer Scheitelzelle unbegrenzt wächst, verzweigen sich die ersteren ungemein reich, aber sie behalten doch den Charakter von Kurztrieben. Damit entstehen vier Zweigbüschel, welche seitlich zusammenschließen und einen Ring oder Mantel um die Zentralachse bilden (Fig. 465, *3*). Die übereinander stehenden Ringe berühren sich bei Thuretella (Fig. 465, *2*) nur leicht, bei Calosiphonia, Gloeosiphonia u. a. dagegen schließen sie dichter zusammen, hier sind die Berührungsstellen als dunklere Querstreifen erkennbar (Fig. 465, *7*).

Der verschiedene Zusammenschluß der Zweigbüschel in tangentialer wie in vertikaler Richtung hängt sowohl von der Wachstumsweise als auch von der Konsistenz der verbindenden Gallerte ab. Dort wo er, wie bei Gloeo- und Calosiphonia, ein relativ fester ist, stehen die Zweige letzter Ordnung genau auf gleicher Höhe (Fig. 465, *5*), und die Endzellen derselben imitieren, dicht zusammenschließend, eine Epidermis, die man hier wohl am besten als Außenrinde bezeichnet. Sie ist intensiv gefärbt und funktioniert sicher als Assimilationsgewebe. Weiter einwärts folgt die weniger gefärbte, etwas lockere Innenrinde, aus Ästen niederer Ordnung gebildet, und endlich ein Hohlraum, durchsetzt von den vier Basalzellen der Büschelzweige, welche an die Zentralachse angrenzen (Fig. 465, *5*).

Zu diesen Elementen treten dann noch häufig bei unseren Gattungen Hyphen hinzu, wie wir sie bereits bei zahlreichen Phaeophyceen kennen. Sie stellen auch hier Fäden dar, welche in der Regel den Basalzellen der Büscheläste (Fig. 465, *4*, *8*), gelegentlich auch den jüngeren Zweiglein entspringen, und dann gerade oder geschlängelt abwärts wachsen. Bei Thuretella sind die Hyphen ziemlich reich an Chromatophoren, sie schmiegen sich der Zentralachse direkt an und können dieselbe unter wiederholter Verzweigung (Fig. 465, *4*) dicht einhüllen. Diese Organe stellen die Berindungsfäden der Autoren dar. Von ihnen entspringen bei Thuretella (Fig. 465, *4*) radiär nach außen gerichtete Seitenzweige, schieben sich zwischen die primären Wirteläste ein und funktionieren, wenigstens in ihren peripheren Zellen, ebenfalls als Assimilatoren. Auf diesem Wege kann die an den jüngeren Ästen so überaus deutliche Ringelung an den unteren Teilen der Sprosse völlig verwischt werden.

Bei Gloeosiphonia u. a. sind die fraglichen Fäden weniger gefärbt, sie legen sich der Achse nicht fest an, sondern durchwachsen zum Teil einfach frei den Hohlraum, welcher letztere umgibt (Fig. 465, *4*); manche von ihnen aber kleben sich an diejenigen Zellen an, welche wir oben als Innenrinde bezeichneten (*hy* Fig. 465, *5*), und entsenden dann ebenso wie die Berindungsfäden der Thuretella Zweiglein in radiärer Richtung durch Innen- und Außenrinde. Dadurch wird diese verstärkt, und da außerdem an der inneren Rindengrenze die Hyphen sich verflechten, entsteht ein ziemlich fester Rindenmantel, welcher den Hohlraum in der Mitte umgibt. In diesem ist die Zentralachse anfangs noch sichtbar, später geht sie mitsamt den Basalzellen der Wirteläste zugrunde, und ältere Sproßteile zeigen nur noch das Bild der Fig. 465, *6*: einen axilen Hohlraum umgeben von dem Rindengewebe.

Dudresnaya (Fig. 466) keimt nach Killian ganz ähnlich wie Gloeosiphonia. Aus der Sohle erheben sich zahlreiche aufrechte Fäden und an diesen entstehen seitlich in Mehrzahl die Anlagen der Langtriebe. Einer von ihnen kommt freilich nur zur vollen Entwicklung. Das führt hinüber zur Gattung Dumontia (Fig. 467). Aus einem kugelförmigen Anfangsstadium (Kylin) entsteht nach Kuckuck ein Basallager (der Vorgang ist

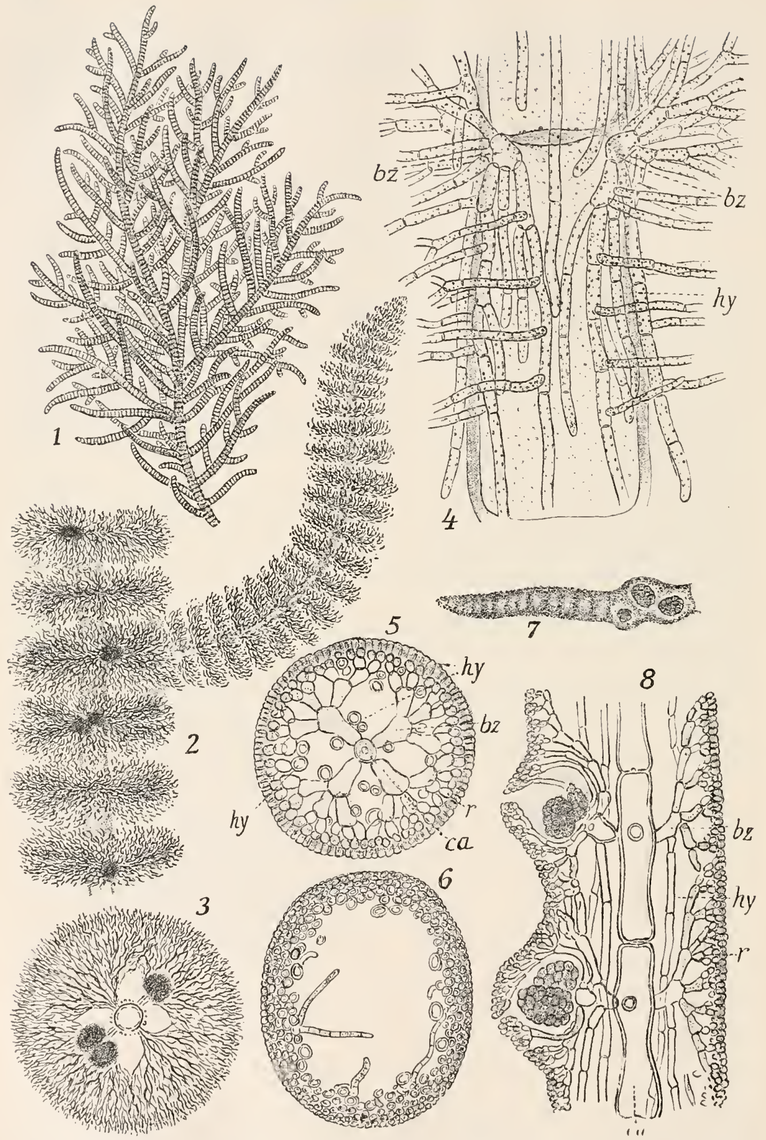


Fig. 465 n. BORNET. *1 Thuretella Shousboei.* Habitusbild. *2* Dies.; Stück eines Sprosses mit Seitenast. *3* Dies.; Querschnitt des Sprosses. *4* Dies ; Stück der Zentralachse mit abwärts laufenden, auswärts verzweigten Hyphen. *5 Gloeosiphonia capillaris*; Querschnitt eines jungen Sprosses. *6* Dies.; Querschnitt eines älteren Sprosses. *7 Calosiphonia Finisterrae*; Zweig schwach vergrößert. *8* Dies.; Längschnitt des Sprosses. *ca* Zentralachse, *bz* Basalzelle der Wirteläste, *r* Rinde, *hy* Hyphen.

mir nicht so ganz klar geworden) mit zahlreichen aufrechten Fäden. Letztere entwickeln sich am Rande kaum weiter, in der Mitte aber erhebt sich zwecks Bildung eines Langtriebes eine ganze Gruppe teilungsfähiger Fäden über die Sohle. Indes treiben diese nur kurze Zeit gleichmäßig, einer nach dem anderen stellt über kurz oder lang sein Wachstum ein, und schließlich dominiert ein einziger Faden, welcher dann als Zentralfaden mit seinen Auszweigungen den Thallus aufbaut. Die zurückgebliebenen



Fig. 466. *Dudresnaya purpurifera* n. BERTHOLD.

Fäden verzweigen sich übrigens auch und bilden mit ihren Ästen speziell an der Basis der Langtriebe die Rinde.

Vielleicht ist ähnliches bei Dudresnaya gegeben. Diese hat an der Basis der Sprosse reichliche Mengen von Berindungsfäden, die sogar Fortpflanzungsorgane tragen.

Die Scheitelzelle der Dumontia bildet Segmente wie diejenige der Gloeosiphonia. Die jungen Wirteläste treten aber nicht als Vorstülpungen aus den Segmenten hervor, vielmehr zerfallen die letzteren durch Längs-

wände in eine centrale und vier pericentrale Zellen. Diese geben dann je einem der reich verzweigten Wirteläste den Ursprung, welche in ihren letzten Auszweigungen genau so zusammenschließen wie bei Gloeosiphonia (Fig. 465). Die centrale Zelle bildet natürlich den Achsenfaden. Diese zuletzt von Kylin dargelegten Vorgänge weisen auf das hin, was wir später für Lemanea und zahlreiche andere Formen zu beschreiben haben werden: Die Fadenstruktur ist im Scheitel nicht von Anfang an erkennbar.

Die Bildung von seitlichen Langtrieben erfolgt bei den soeben genannten Formen dadurch, daß an Stelle eines büscheligen Kurztriebes ein Langtrieb entsteht, welcher wie der Muttersproß mit Scheitelzelle wächst usw. An einer Zentralachsenzelle, welche einen Langtrieb produziert, stehen demnach außer jenem gewöhnlich drei Kurztriebe; doch findet Ed. Gruber in den unteren Regionen der Sprosse von Thuretella häufig in summa fünf

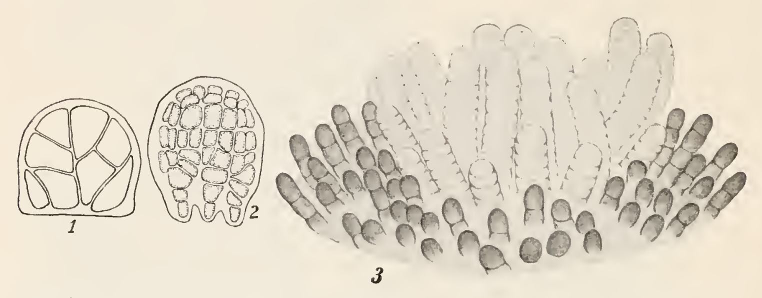


Fig. 467. *Dumontia filiformis.* *1, 2* Keimlinge n. Kylin. *3* Sohle mit einer Gruppe von Fäden, von welchen einer schließlich zum Zentralfaden wird. Orig. Kuckuck.

Wirteläste an einer Mutterzelle inseriert, davon sind vier Kurztriebe, einer ein Langtrieb. Die basal- und scheitelwärts angrenzenden Gliederzellen haben aber nur vier Kurztriebe, der Langtrieb fehlt ihnen. Die Stellung der Äste ist im ersten Falle genau $^1/_5$, im letzten $^1/_4$. Es geht daraus hervor, daß die Zahl der Wirteläste je nach den Umständen am gleichen Sproß variieren kann.

An solche Typen schließen sich naturgemäß zahlreiche andere an, von welchen wir einige besonders deswegen besprechen, weil sie den Algologen häufig in die Hände fallen.

Batrachospermum.

Batrachospermum, wohl die verbreitetste Süßwasserfloridee, ist von Sirodot, Graf Solms, Arcangeli u. a. eingehend studiert. Sie fällt besonders auf durch ihre sog. Vorkeime, das sind nichts anderes, als besonders gestaltete Jugendformen. Die Keime (Karpo- wie Monosporen), entwickeln einen Keimschlauch, der an dem Ende hervortritt, welches der Tragzelle zugekehrt war. Durch mehr oder weniger reiche Verzweigung des Keimfadens wird eine oft parenchymatische Sohle gebildet, welche dem Substrat natürlich fest aufliegt. Aus ihr erheben sich, bei manchen Arten besonders auffällig, aufrechte Fäden, welche, aus tonnenförmigen Zellen zusammengesetzt, dicht zusammen schließen (Prothalle nach Sirodot), so bei Batrachospermum vagum. Häufiger (B. moniliforme) erheben sich aus der Sohle mehrfach verzweigte Fäden, deren Seitenäste weit abspreizen (Fig. 468, *2*). So entstehen lockere, nicht ganz kleine

Polster (Fig. 468, *1*), die mit einer Chantransia (Fig. 463, S. 238) außerordentliche Ähnlichkeit haben, deshalb auch als chantransioid bezeichnet und ebenso häufig verwechselt worden sind. Die Ähnlichkeiten sind um so größer, als auf jenen Vorkeimen, mögen sie die erste oder die zweite Form haben, Monosporen gebildet werden, die wiederum Ähnlichkeit mit denen von Chantransia haben. Sexualorgane freilich entstehen hier nicht, diese werden erst auf den Langtrieben entwickelt, jenen gallertig weichen, Froschleich-ähnlichen Gebilden, die seit alter Zeit der Pflanze den Namen verschafften (Fig. 469).

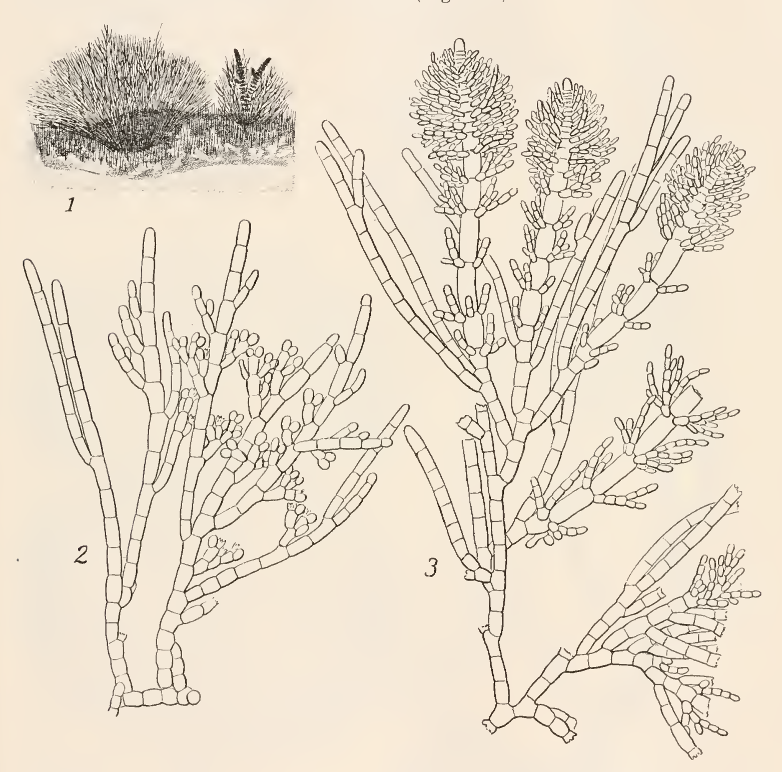


Fig. 468 n. SIRODOT. *1 Batrachospermum Bruzienae*; Räschen der Jugendstadien; rechts mit jungen Langtrieben. *2 Batrachospermum ectocarpum*; Jugendform mit Monosporen. *3* Dies. mit Anlagen der Langtriebe.

Der soeben geschilderte Entwicklungsgang der Batrachospermen ist keineswegs unabänderlich; er wird nach SIRODOT von der Außenwelt stark beeinflußt. Im allgemeinen ist die chantransioide die Schattenform, Batrachospermum dagegen die Lichtform. Auch andere Faktoren können eingreifen und so bilden sich zweifellos an gewissen Standorten jahrelang nur immer neue Generationen von Pseudochantransien, und im Gegensatz dazu schreiten an anderen Plätzen die Sohlen sehr rasch zur Bildung der Batrachospermumsprosse. Zwischen diesen Extremen sind alle Übergänge vorhanden.

Der Varianten aber gibt es noch mehr. Sirodot fand, daß nicht bloß die Sporen an der Mutterpflanze keimen können, er sah auch ab und zu, daß aus den sporogenen Fäden des Karposporenhaufens direkt neue Batrachospermen

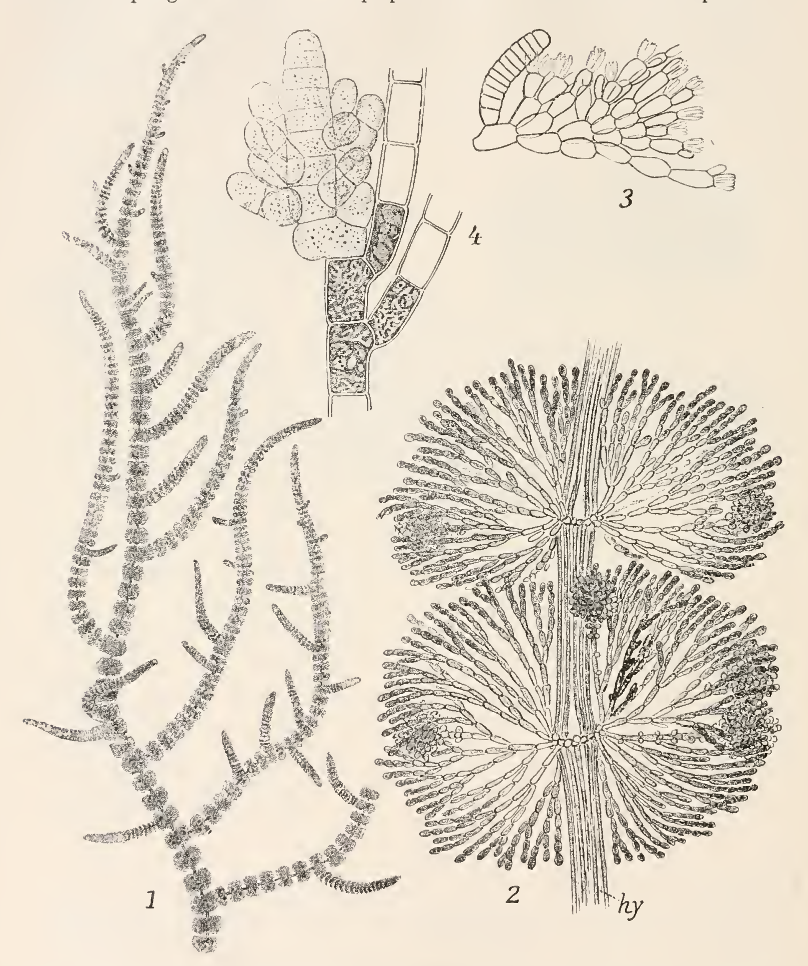


Fig. 469 n. Sirodot. Orig. *1 Batrachospermum moniliforme.* Habitusbild. *2* Dass.; Stück eines Sprosses mit Wirtelästen. *hy* Hyphen. *3 Batr. vagum*; Wirtelast mit Seitensproß auf der Basalzelle. *4 Batr. Craibussoniense*; junger Sproß.

durch seitliche Verzweigung entstehen. Damit werden also Monosporen, Sohle usw. völlig übersprungen.

Die Langtriebe entstehen an beliebiger Stelle aus dem Vorkeim. Meistens sind es Seitenäste der chantransioiden Fäden (Fig. 468, *3*), nicht selten erheben

sie sich direkt aus der Sohle. Ein Vergleich der Fig. 468, *3* mit Fig. 464, ergibt eine solche Ähnlichkeit mit Gloeosiphonia, daß viel zu sagen unnötig ist. Ebenso erwähne ich bezüglich der erwachsenen Sprosse nur, daß die einzelnen Zellen der Wirteläste, welche reichlich mit blaugrünen usw. Chromatophoren versehen sind, durch ihre tonnenförmige Aufschwellung das torulöse Aussehen der letzteren bedingen. Jede Endzelle eines Kurztriebes hat entweder die Form einer kleinen Papille oder sie wächst zu einem längeren Haare heran, das an seiner Basis umscheidet ist. Nach Schmidle würde das Haar aus den älteren Membranschichten, nach Durchbrechung derselben, hervorwachsen (vgl. Coleochaete). Der Zellkern in demselben geht später zugrunde.

Die Berindungsfäden der Achse (Hyphen) sind zahlreich; bemerkenswert ist, daß die auch von ihnen radiär ausstrahlenden Äste nicht bloß Büschelform haben, sondern auch rings um die Achse auf gleicher Höhe entspringen. Damit entstehen vollständige sekundäre Wirtel, welche sich zwischen die von der Zentralachse direkt gebildeten einschieben.

Die Bildung von seitlichen Langtrieben ist hier etwas anders als bei Gloeosiphonia usw.; sie geht nämlich von der Basis der Wirteläste aus, indem sich auf der Basalzelle derselben eine aufwärts gekehrte Ausstülpung bildet, welche (Fig. 469, *3*) zum Zweige heranwächst.

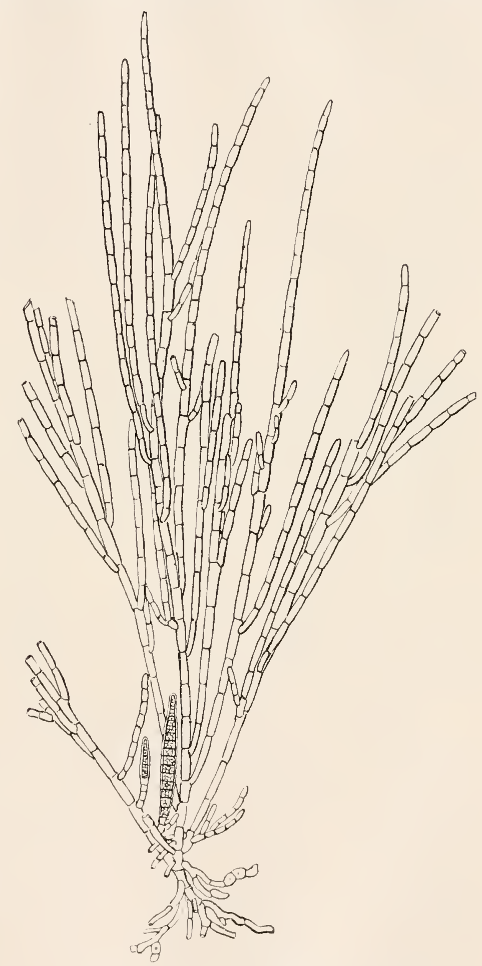


Fig. 470. *Lemanea*-Vorkeim n. Sirodot.

Lemanea.

Unter Vermittlung von Tuomeya schließt sich an vorige Form die Gattung Lemanea (mit Einschluß von Sacheria). Eingehende Angaben über sie finden wir bei Wartmann, Sirodot, Ketel, Bornemann, und zuletzt faßten Atkin-

SON und KYLIN den Aufbau der Lemaneen kurz und klar zusammen. Die mit Vorliebe in kühlen, klaren Gebirgswässern wachsenden, gewöhnlich gelbbraun bis schwarz gefärbten Lemaneen stellen borstenförmige, knotig verdickte Körper dar, welche relativ wenig verzweigt sind (Fig. 471, *1*).

Aus den Sohlen der Lemanea können sich sehr zeitig aufrechte, monosiphone, verzweigte Fäden erheben (Fig. 470), diese entsenden nicht selten nach abwärts Rhizoiden und letztere wiederum lassen bei Berührung mit dem Substrat sekundäre Sohlen mit allen Eigenschaften der primären hervorgehen, etwa so wie das in Fig. 354, Bd 1, S. 354 für Cladophora angegeben wurde.

An den chantransioiden Fäden wurden Monosporen bislang nicht beobachtet, sie lassen aber bald die normalen Lemanea-Sprosse entstehen (Fig. 470), welche zunächst wie bei Batrachospermum aus einer Zellreihe mit Scheitelzelle zusammengesetzt sind. Aus dieser entwickeln sich durch Längs- und Querteilung die fruchtenden Langtriebe. Solche sind nach BRAND befähigt, aus den Wandungszellen chantransioide Fäden und aus diesen neue Borsten zu erzeugen. Die Sohle fällt dabei aus. Es erfolgt das wohl nach Eintrocknung, die innerhalb gewisser Grenzen ertragen wird.

Die Borsten haben den folgenden, oft beschriebenen Bau:

Ein Blick auf Fig. 471, *3*, *4* zeigt, daß auch hier wieder ein wirtelig verzweigter Achsenfaden vorliegt, und die Fig. 471, *6* ergibt ferner, daß die letzten Auszweigungen der Wirtel sich in der Längsrichtung des Sprosses nicht bloß berühren, sondern sogar an der Berührungsstelle Wülste bilden, welche den sogenannten Borsten der Lemanea das erwähnte knotige Aussehen verleihen. Diese Wülste aber als Knoten in dem üblichen morphologischen Sinne zu bezeichnen, geht kaum an. Will man bei den hier geschilderten Gruppen von Knoten reden, so kann man als solche doch wohl nur die Stellen bezeichnen, an welchen die Wirteläste entspringen. Unter dieser Voraussetzung sind die Wülste der Lemaneaborsten angeschwollene Internodien.

Vergleicht man die in Fig. 465, *8* wiedergegebene Calosiphonia mit der Fig. 471, *4*, *6*, so springt die Ähnlichkeit beider, im Zusammenschluß, in der Verzweigung der Wirteläste usw., sofort in die Augen, und eigentlich bedürfte Lemanea kaum einer weiteren Besprechung; allein die Pflanze hat fast für jede Zelle ihre besondere Nomenklatur erhalten, weil man die erwähnten Homologien nicht gleich übersah.

Die Basalzellen (*bz*) der vier Wirteläste, welche hier der Gliederzelle des Achsenfadens an ihrem oberen Ende ansitzen, nennt man Stützzellen. Durch zwei bis drei Verbindungszellen (*v* Fig. 471, *3*) stehen sie mit der dreischichtigen Rinde im Zusammenhang, deren Zellen außen klein und stark gefärbt, innen aber größer und heller erscheinen. Von den peripheren Enden der radiär gestellten Stützzellen entspringen aber noch Längsfäden (*lf* Fig. 471, *4*). Diese sind auch nichts anderes als Zweige niederer Ordnung von den Basalzellen; sie verlaufen auf- und absteigend, der Rinde annähernd parallel. In der Nähe der Stützzellen sind ihre Glieder langgestreckt, nehmen aber in dem Maß an Länge ab, als sie sich von diesen entfernen, gleichzeitig nähern sie sich den inneren Rindenlagen immer mehr und gehen bei *a* Fig. 471, *4* fast in dieselben über. Hier bei *a* ist die Stelle, an welcher die Anschwellung der Lemaneaborsten sich befindet und gleichzeitig diejenige, an welcher die absteigenden Längsfäden eines Wirtels sich mit den aufsteigenden des nächst unteren begegnen, ohne daß freilich irgendeine Verbindung hergestellt würde.

Jede Zelle des Längsfadens ist durch ein Paar von Verbindungszellen mit Elementen der Rinde verknüpft; es sind das die mit *v* bezeichneten Elemente, von welchen in der Figur naturgemäß nur eines sichtbar ist.

Die radiären Basalzellen resp. die von ihnen ausgehenden Längsfäden verhalten sich nun nicht alle gleich. Von zwei opponierten Basalzellen gehen bei Lemanea, für welche obige Beschreibung speziell Geltung hat, je zwei absteigende und nur je ein aufsteigender Längsfaden ab (Fig. 471, *5* links), von den beiden mit ihnen gekreuzten Stützzellen aber entspringen nach oben wie nach unten je

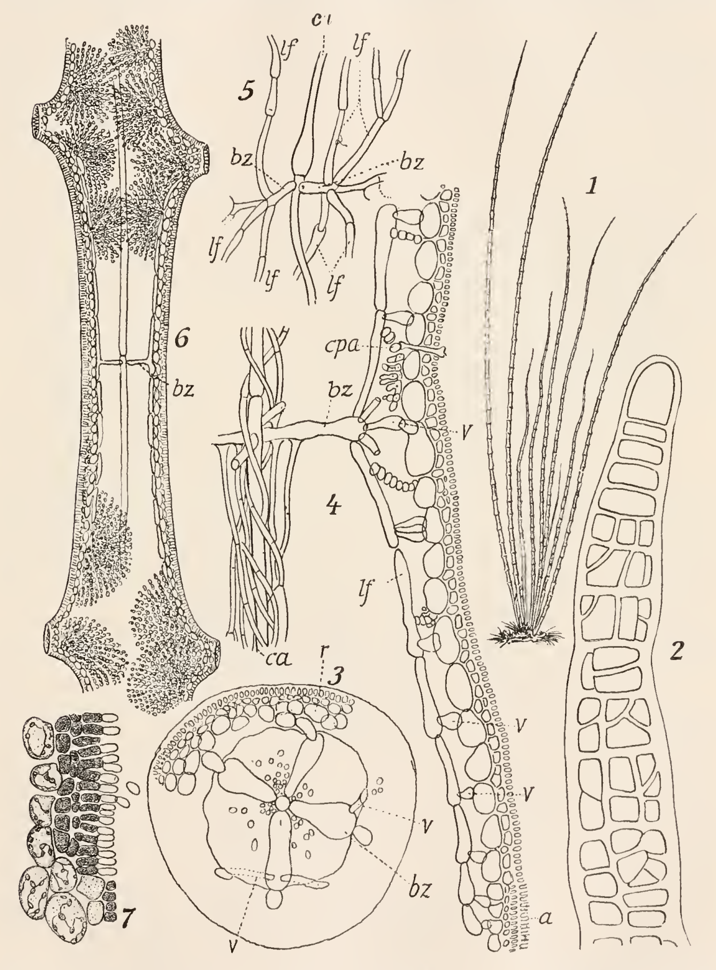


Fig. 471 n. Atkinson, Sirodot, Ketel u. Bornemann. *1 Lemanea catenata*; Habitusbild. *2 Lem.* (*Sacheria*) *rigida*; Sproßscheitel n. Ketel. *3 Lem. spec.*; Querschnitt. *4 Lem. australis*; Längsschnitt durch einen Teil des Sprosses. *5 Lem. catenata*; Stück aus den mittleren Teilen des Sprosses. *6 Lem. fucina*; Längsschnitt eines Sproßstückes. *7 Lem. australis*; Antheridienstand. *ca* Zentrale Achse, *bz* Basalzelle der Wirtel (Stützzelle), *v* Verbindungsfäden. *lf* Längsfäden, *a* Antheridienstand, *r* Rinde, *cpa* Karpogonast.

zwei Längsfäden (Fig. 471, *5* rechts) und je ein aufsteigender teilt sich noch in zwei Hälften. Auch untergeordnete Teilungen der Längsfäden werden noch beobachtet.

ATKINSON nennt die Längsfäden generative. Der Ausdruck ist nicht ganz glücklich, erinnert aber doch an die Tatsache, daß aus ihnen seitlich die Karpogonäste entspringen (*cpa* Fig. 471, *4*).

Die wachsenden Spitzen der Lemaneen weichen von denen der bislang erwähnten Formen etwas ab. Die Segmente der Scheitelzelle werden durch Wände von charakteristischer Anordnung zerlegt, und es entsteht zunächst ein festes, parenchymatisches Gewebe, dessen Herkunft aus den einzelnen Segmenten noch deutlich erkennbar ist (Fig. 471, *2*). Erst ziemlich spät trennen sich die durch Teilung gebildeten Zellen voneinander und rangieren sich in der oben geschilderten Weise. Aus jedem Segment der Scheitelzelle entsteht auch hier ein Wirtel von Stützzellen usw. Eingehende Untersuchungen über die Zellteilungsfolgen und die Orientierung der sukzessive auftretenden Zellwände, welche besonders KETEL und KYLIN durchgeführt haben, weisen darauf hin, daß auch hier die SCHMITZsche Auffassung Geltung hat, wonach die festen Gewebeverbände der Florideen auf „kongenital verwachsene" Einzelfäden zurückzuführen sind, d. h. Lemanea leitet sich von Fadenformen her, der feste Gewebeverband ist sekundär.

Verzweigungen der Borsten sind bei Lemanea selten; sie erfolgen aus den jüngsten, eben erst abgegliederten Segmenten durch seitliche Ausstülpung.

Gelidiaceae.

Batrachospermum und Lemanea sind offensichtlich sehr nahe miteinander verwandt; trotzdem ist der Zusammenschluß der Gewebe sehr verschieden. Solche Differenzen kehren in anderen Gruppen in ganz ähnlicher Weise wieder z. B. bei den Gelidiaceen. Wrangelia ist federig-locker gebaut, bei Gelidium selber schließen die Zellen so fest und zeitweilig so unregelmäßig zusammen, daß der Fadenaufbau kaum zu entziffern ist.

Nach ZERLANG besitzt Wrangelia fünfgliedrige Wirtel von Kurztrieben, welche ihrerseits in einer Ebene alternirend verzweigt zu sein pflegen. Die Verzeigungsebene steht transversal zum Hauptsproß. (Fig. 472, *1*.)

Die Kurztriebwirtel werden schon zeitig angelegt. Die von den Scheitelzellen gelieferten Segmente zerfallen in der durch Schema 472, *2* angegebenen Reihenfolge in eine zentrale und fünf periphere Zellen. Diese werden jedoch nicht durch einfache Längswände abgeschnitten, sondern durch schräg uhrglasförmige, etwa so wie Fig. 472, *3* angibt. Die Astanlagen, auch als Randzellen bezeichnet, sitzen nahe beisammen, solange die Zellen der Achse kurz sind. Später strecken sich diese an ihrer Basis und so werden die Wirteläste jeweils am apikalen Ende einer Gliederzelle sichtbar (Fig. 472, *1 ktr*). Der erstangelegte Kurztrieb (*ktr*¹ Fig. 472) ist der größte, der letzte bleibt besonders weit hinter den übrigen zurück (*ktr*⁵ Fig. 472). Da an den aufeinanderfolgenden Achsengliedern die ersten Kurztriebe zweizeilig alternierend stehen, und die jüngeren sich dementsprechend ordnen, kommt meistens ein ganz eigenartiger Habitus der Pflanzen zustande.

Die Verzweigung der wirteligen Kurztriebe ist nach ZERLANG eine basipetale. Die untersten Ästchen entstehen zuletzt, die basalen Zellen derselben behalten noch ziemlich lange einen gedrungenen Habitus und strecken sich erst ziemlich spät.

Der gleichsam embryonale Charakter dieser unteren Zellen bedingt es auch wohl, daß die Basalzelle der primären Kurztriebe Langtriebanlagen erzeugt, und zwar auf ihrer Oberseite (Fig. 472, *1*). Die Anlagen kommen nicht alle zur vollen Ausbildung, ihrer Entwicklung gemäß aber stehen sie zweizeilig alternierend, wie die ersten Kurztriebe jedes Gliedes (Fig. 472, *1*).

Die für Wrangelia geschilderten Entwicklungsprozesse sind wegen des Vergleiches mit Ceramien und Polysiphonien, auf den später einzugehen sein wird, von besonderer Wichtigkeit.

Mehr nebensächlich ist es, daß von den Bazalzellen der Wirtelzweige zahlreiche Berindungsfäden ausgehen (*r* Fig. 472, *1*). Die Rinde erreicht

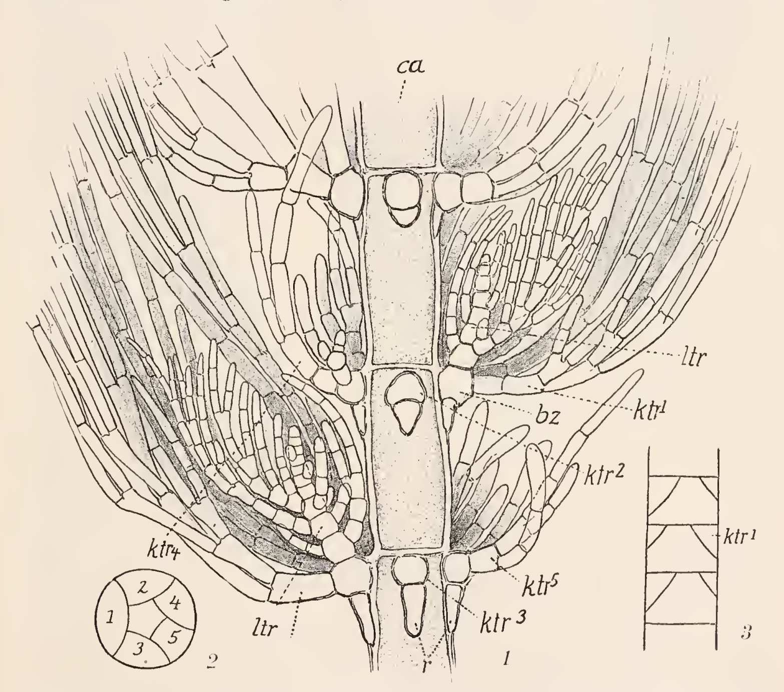


Fig. 472. *1 Wrangelia penicillata*; *1* Sproßstück. Orig. *ca* Zentralachse, *ktr* usw. Kurztriebe, *bz* Basalzelle, *ltr* Langtrieb, *r* Rindenfäden. *2* Schema der Entstehung von Wirtelästen im Querschnitt n. ZERLANG. *3* Dass. im Längsschnitt.

erhebliche Dicke und an älteren Sprossen fallen die Teile der Kurztriebe ab, welche die Rinde überragen (vgl. Spermatochnus, S. 37).

Über kleine Abweichungen an verwandten Gattungen s. ZERLANG.

Gelidium entwickelt bei der Keimung keine Sohle, auch keinen Vorkeim, sondern läßt sofort einen aufrechten Sproß entstehen, der sich mit einigen Wurzelfäden an der Unterlage festheftet (Fig. 473, *2*). Die ersten Teilungen sind regelmäßig, später dagegen (Fig. 473, *3*) ist kaum eine Ordnung zu erkennen, nur eine dreiseitige Scheitelzelle hebt sich ab. Diese wird später abgeflacht und in etwas älteren Keimlingen sieht man

dann die Anordnung, welche auch jungen Seitentrieben eigen ist (Fig. 473, *1*). Die mehr weniger abgeflachte Scheitelzelle gliedert Segmente ab, die sich nunmehr unschwer in einen mittleren und einige seitliche Längsfäden auflösen. NÄGELI und HAUFE hatten schon die Scheitelzelle der erwachsenen Sprosse gesehen. KILLIAN fand die Keimlinge.

Über andere Gelidiumarten geben BORNET, KÜTZING, OKAMURA u. a. Auskunft. Der primäre Aufbau wird oft weitgehend verwischt durch Massen von Hyphen, welche schon an jungen Sprossen aus der inneren Rinde hervorbrechen. Die Rinde bleibt erhalten, die primären Längsfäden und deren Äste erscheinen nur noch inselartig zwischen dem Hyphengeflecht.

Fig. 473 n. KILLIAN. *1 Gelidium latifolium.* Scheitel eines jungen Zweiges. *2, 3 Gelidium capillaceum. 2* Keimling. *3* Längsschnitt durch einen solchen.

b) Springbrunnentypus.

Platoma.

Über Platoma Bairdii liegen durch KUCKUCK so lückenlose Daten vor, daß wir diese Alge in den Vordergrund stellen, um an ihr die Eigenart des in der Überschrift genannten Typus darzutun. Aus den Keimen geht eine ziemlich große Sohle hervor, deren Fäden so eng zusammenschließen, daß es zur Bildung einer Scheitelkante kommt, welche das Ganze zu vergrößern imstande ist. Aus der Sohle erheben sich dicht gedrängt aufrechte Fäden und so entsteht ein beinahe parenchymatisches Gewebe (Fig. 474, *1*, *3*). Die Enden der vertikalen Fäden sind frei, und viele von ihnen lassen Tetrasporen entstehen. Es ist keineswegs ausgeschlossen, daß Platoma — ähnlich wie Batrachospermum — ziemlich lange in diesem Stadium verharrt. Meistens freilich schreitet das Basallager bald zur Bildung von Langtrieben. Eine Gruppe von 4—6 aufrechten Fäden beginnt sich zu strecken und tritt in ein ausgiebiges Längenwachstum ein. Dieses wird vermittelt durch eine Scheitelzelle am Oberende eines jeden Fadens (Fig. 474, *3*). Letztere wachsen annähernd gleich rasch und schließen dicht — unter Mithilfe von Gallerte — zusammen. Nach auswärts entsenden die aufrechten oder Längs-Fäden Seitenzweiglein, welche zunächst schräg gerichtet sind, dann aber fast horizontal werden (Fig. 474, *3*). Anfangs einfach, verzweigen sie sich bald sehr reich und so entsteht ein Bild wie Fig. 474, *4*; die Längsfäden schließen zu einem mehr minder lockeren Zentralkörper zusammen und von diesem strahlen Kränze stark verzweigter Triebe aus, die ein begrenztes Wachstum haben. Die Ähnlichkeit mit den Zentralfadenformen springt alsbald in die Augen. Die Verschiedenheiten sind nur durch die Zahl der Mittelfäden gegeben. Wie beim ersten Typ entsenden nun auch die Basalzellen der Kurztriebe

Hyphen, welche abwärts wachsen (Fig. 474, *5*), um sich zwischen den Mittelfäden hindurch zu winden. Aber nicht bloß das, sie schicken auch Zweige nach auswärts (Fig. 474, *6*), welche reich verzweigt und mit dichten Chro-

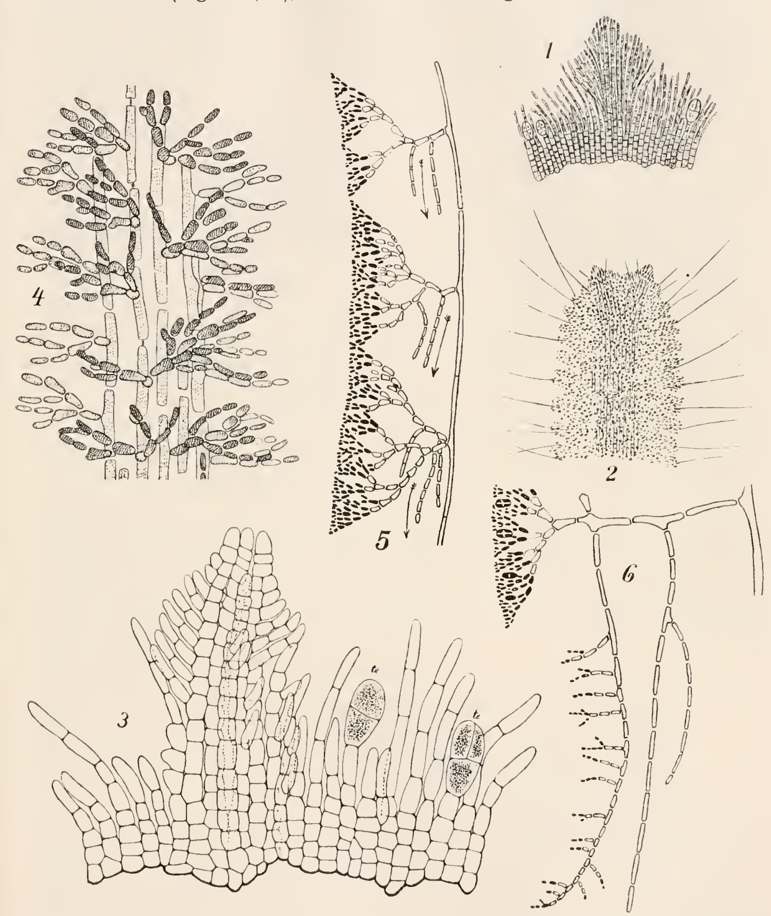


Fig. 474. *Platoma Bairdii* n. KUCKUCK. *1* Jugendliche Planze schwach vergrößert. *2* Sproß in Gabelung begriffen. *3* Sohle mit jungem Sproß. *4* Teil eines etwas älteren Sprosses. *5* Rindenbüschel mit abwärts wachsenden Hyphen (Stolonen). *6* Dasselbe Stolonen mit sekundärem Rindenzweiglein.

matophorenmassen versehen die peripheren Teile verdichten helfen. Weisen wir noch darauf hin, daß die Jugendstadien der Dumontia denen der Platoma ungemein ähnlich sind (Fig. 467, S. 246), so ist kein Zweifel: der Zentralfadentypus und der Springbrunnentypus sind nur dadurch verschieden, daß sich in einem Falle ein Faden, im anderen deren mehrere aus der Sohle

erheben. So versteht man auch, daß Glieder einer und derselben Familie bald dem einen, bald dem anderen Typus folgen.

Die Verzweigung wird dadurch eingeleitet, daß sich die Längsfäden an der Spitze in zwei Gruppen sondern. Auch da, wo sie sich berühren, werden Seitenzweige gebildet und diese schieben die Längsfäden auseinander (Fig. 474, *2*). Nun wachsen die beiden Fadengruppen getrennt nach verschiedenen Richtungen weiter. Es handelt sich hier offensichtlich um eine Gabelung, wie sie bei höheren Pflanzen, z. B. bei den Wurzelträgern der Selaginellen üblich ist.

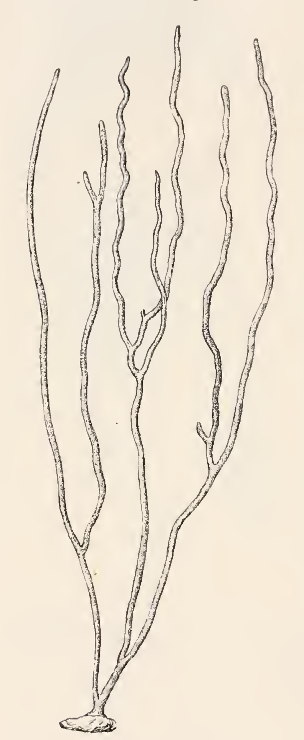


Fig. 475. *Nemalion multifidum.* Orig.

Nemalion.

Danach werden nun auch andere Formen leicht verstanden, die den Helminthocladiaceen, Nemastomaceen usw. angehören. Es handelt sich vielfach um sogenannte Schleimalgen, wie wir sie schon unter den Phaeophyceen kennen lernten; d. h. fast wurmartige im Wasser leicht bewegliche Gewebekörper (Fig. 475).

Bei Nemalion genügt fast ein Druck auf das Deckglas, um den Bau sichtbar zu machen und ein dicker Querschnitt (Fig. 476, *1*) läßt schon erkennen, daß es sich um lockere Längsfäden und radiär gestellte Rindenfäden handle. Nach einer Abbildung und Beschreibung bei Chester dürften die Jugendformen ähnlich wie bei Platoma sein (s. auch Cleland). Weitgehende Übereinstimmung mit dieser läßt auch Helminthora (Fig. 475, *2*) erkennen. Sie hat einen etwas derberen Zentralkörper, der besonders leicht durch seine Farblosigkeit hervortritt, während die radiär nach außen verlaufenden Fäden (Rinde) intensiv gefärbt sind. Wie in der Reihe der Mesogloeo-Chordarieen kann man also auch hier den peripheren assimilierenden von dem zentralen, wohl festigenden und leitenden Teil unterscheiden.

Liagora.

Liagora schließt sich unverkennbar hier an. Die Längsfäden des Zentralkörpers sind weitlumig (Weber van Bosse); Hyphen, zum Teil farbig, umschlingen und trennen bzw. verketten sie. Assimilatoren strahlen radiär nach allen Richtungen aus. Das wäre nichts besonderes; nun aber wird Kalk eingelagert, bei Liagora Cheyneana an der Basis der Assimilatoren (Fig. 477), bei anderen Arten (Grateloupiaceae u. a.) an anderer Stelle.

Bleibt in manchen Fällen der Zentralkörper ziemlich fest, so kann er z. B. bei Gymnophloea u. a. (Berthold) eine erhebliche Lockerung erfahren, und solche kann sich auch auf die Rinde erstrecken (Fig. 478, *1*). Dann wird das Ganze durch gewaltige Gallertmassen zusammengehalten, welche die Räume zwischen den Fäden ausfüllen. Den Verlauf der letzteren zu entwirren, wird an den älteren Sprossen immer schwerer.

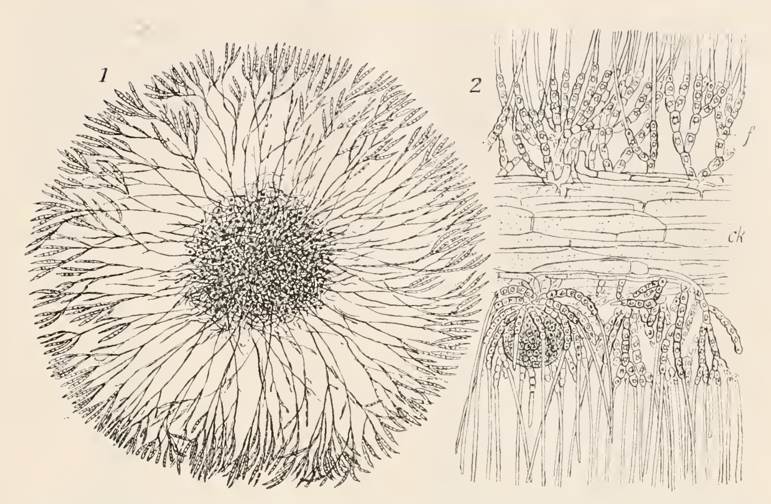


Fig. 476. *1* Querschnitt des Sprosses von *Nemalion*. Orig. Präp. Ed. Gruber. *2 Helminthora divaricata*. Stück eines Sprosses von der Seite gesehen n. Thuret. *ck* Zentralkörper, *f* Rindenfäden.

Demgegenüber stehen fester gefügte Formen, wie Grateloupia, Halymenia, Sebdenia usw., deren endgültigen Bau Berthold beschrieb [1]).

Killian zeigte, daß die Jugendformen von Halymenia weitgehend an Dudresnaya erinnern, nur erheben sich aus dem Basallager gleichzeitig mehrere Fäden, bilden zusammenschließend eine Knospe, wie bei Platoma und lassen zunächst einen Sproß entstehen, der den vorbeschriebenen in allem Wesentlichen gleicht. Später aber schließen bei den erwähnten Gattungen die Rindenelemente immer enger zusammen, sie schwellen dabei auf und das Ganze erscheint wie ein parenchymatisches Gewebe (Fig. 478, *2*); man kann sogar eine kleinzellige Außen- und eine großzellige Innenrinde unterscheiden. Trotzdem ist

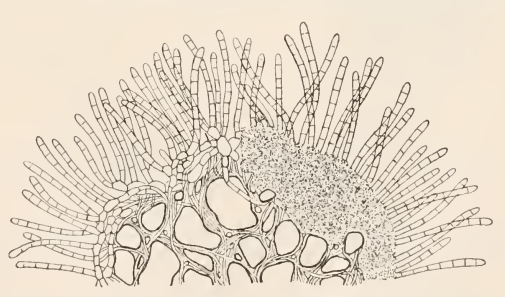


Fig. 477. Querschnitt durch den Thallus von *Liagora Cheyneana* n. Weber van Bosse.

1) Von dessen Angaben weichen diejenigen von Daines bezüglich Prionitis recht erheblich ab. Ich möchte glauben, daß die beiden Forscher ganz verschiedenartige Formen vor sich hatten. Die Pflanzen, welche Daines beschrieb, müßten wohl zu den Ceramiaceen gestellt werden.

es auch jetzt nicht so schwer, das Ganze als ein System von Zweigen zu entziffern.

Mit der Festigung der Rindenelemente pflegt dann bei solchen Gattungen eine Auflockerung des Zentralkörpers Hand in Hand zu gehen; er stellt oft eine riesige Gallertmasse dar, welche ganz ähnlich wie das Mark der Laminariaceen usw. von einem fädigen Netzwerk durchzogen ist. Daß auch hier die Netzfäden auf Längsfäden zurückgehen, welche getrennt wurden und Querverbindungen erhielten, braucht kaum gesagt zu werden.

Das Auseinanderweichen der Zellen bedingt bei den Nemastomaceen häufig die Entstehung sternförmiger Elemente (Fig. 478, *2*) an der Grenze von Zentralkörper und Rinde. Die primären Sternstrahlen werden aber



Fig. 478. *1 Gymnophloea dichotoma.* Längsschnitt durch die peripheren Thallusteile, *2 Halymenia dichotoma.* Orig. Kuckuck. Querschnitt der Rinde. *te* Tetrasporangien, *st* Sternzellen, *rf* Rindenfäden, *ck* Zentralkörper.

nach Berthold noch durch sekundäre vermehrt. Der Körper der Sternzelle entsendet nämlich Fortsätze, welche mit denen benachbarter Zellen in Verbindung treten (durch Fusionierung?).

Die Fortsätze kann man wohl als kurze Hyphen betrachten, längere Gebilde dieser Art, welche auch in der Innenrinde entstehen, können den Thallus quer durchwachsen und mit Rindenzellen auf der entgegengesetzten Thallusseite verkettet werden. Daneben kommen bei Halarachnion nach Berthold etwas dünnere Hyphen vor, welche im Zentralkörper entstehen, sich an der Spitze sternförmig verzweigen und ihre Zweiglein wieder mit anderen Zellen gleicher Art verknüpfen. Die Sache kann danach ziemlich bunt werden.

Die quer verlaufenden Hyphen können sogar zwischen die radiär gestellten Rindenzweige eindringen und sich an ihrer Spitze zu farbigen ver-

zweigten Zellreihen umgestalten, die den primären Rindenelementen völlig gleichen. In welchem Prozentsatz solche sekundären Gebilde sich im normalen Verlaufe der Ereignisse am Aufbau der Rinde beteiligen, übersehe ich nach den vorliegenden Angaben nicht ganz; betont wird aber stets, daß sie bei Verwundungen eine erhebliche Rolle spielen, indem sie gleichsam in die Bresche treten. Bei Platoma ist die Sache zum mindesten schon angedeutet.

Fraglich mag bleiben, ob die soeben besprochenen Gebilde den Namen Hyphen wirklich verdienen. Ich glaube das nach ihrer Entstehung schon; freilich haben sie eine ganz andere Funktion als die Verstärkungshyphen, welche bei allen besprochenen Formen an der Basis der Pflanzen gebildet werden und dann, in bekannter Weise abwärts wachsend, die Befestigung am Substrat herbeiführen oder verstärken.

Die Hyphen der ersten Art kann man auf der einen Seite mit den farbigen Hyphen der Chorda (Fig. 398), auf der anderen mit den eingeschobenen Schläuchen der Codien in Parallele bringen. Besonders der letzte Vergleich scheint mir nahe zu liegen.

Furcellaria und Polyides.

Furcellaria und Polyides sind feste, knorpelige Gestalten. Im Bilde sind sie dem Nemalion u. a. sehr ähnlich, in der Hand erscheinen sie als derbe Borsten, an welchen eine gabelige Verzweigung sofort in die Augen springt. Die Langtriebe von Polyides gehen aus einer derben Sohle, diejenigen von Furcellaria aus Rhizom-ähnlichen Bildungen hervor (Fig. 479). Schon aus den Angaben von Kützing und besonders von Caspary, welche durch Magnus, Kny, Reinke, Wille, Denys, Rosenvinge bestätigt wurden, geht hervor, daß die Zellen am Scheitel dieser Algen die Anordnung aufweisen, welche Ed. Grubers Zeichnung (Fig. 480) wiedergibt und damit ist auch die Übereinstimmung mit Platoma im Wesentlichen hergestellt. Nur stehen hier die Zellen in einem derart festen Gewebeverband, daß man von einem

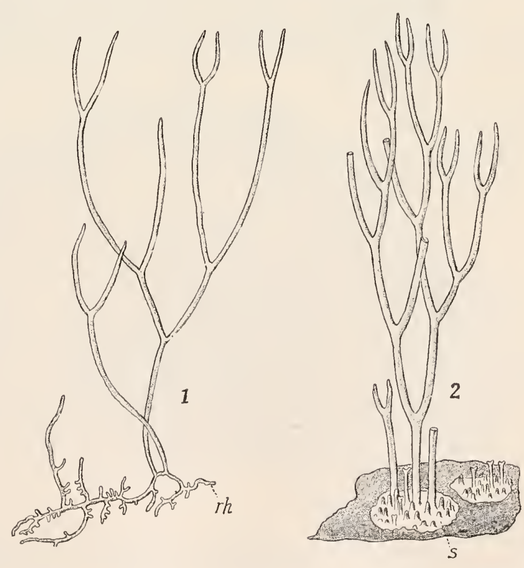


Fig. 479 n. Kützing u. Darbishire. *1 Furcellaria fastigiata. rh* Rhizom. *2 Polyides rotundus. s* Sohle.

normalen Parenchym reden möchte, wie das auch häufig geschehen. Indes muß auch hier die SCHMITZsche Auffassung vom fädigen Aufbau siegen.

Aus Fig. 480, *3*, *4* ergibt sich, daß die Endzelle eines Längsfadens zunächst durch eine schräge uhrglasförmige Wand (Zelle *1*) zerlegt wird

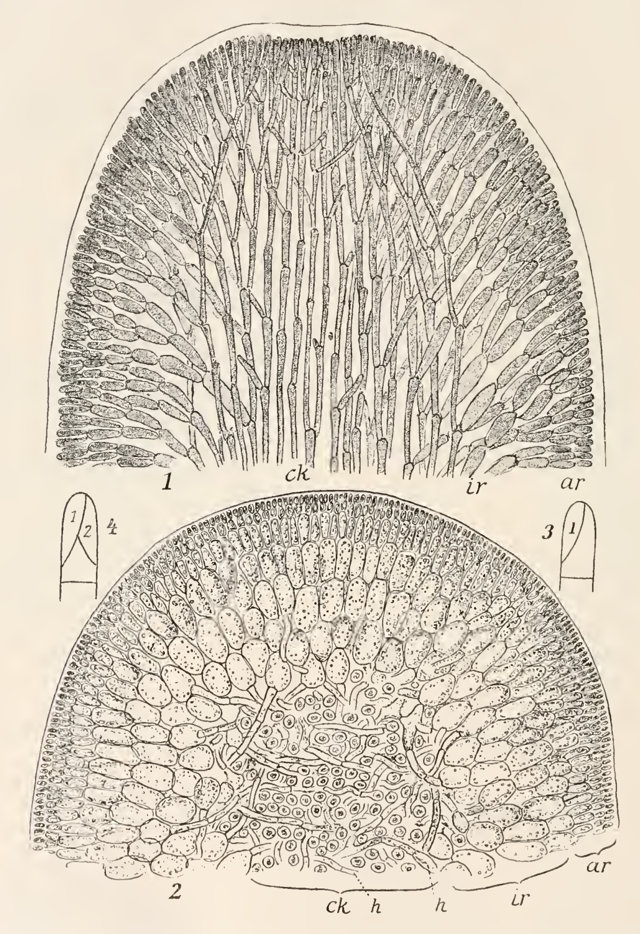


Fig. 480. *1 Furcellaria fastigiata*; Orig. Präp. GRUBER. Längsschnitt durch den Scheitel. *2* Dies.; Querschnitt durch den Sproß. *3*, *4* Schemata der Zellteilung in der Scheitelzelle eines Längsfadens. *ar* Außen-, *ir* Innenrinde, *ck* Zentralkörper, *h* Hyphen.

und dann eine zweite Wand bildet (Zelle *2*), die zur ersten ungefähr senkrecht steht. Nach KNY ist die Zelle *1* der Achse des Sprosses zugekehrt, sie bildet unter Verlängerung und Teilung im allgemeinen die Fortsetzung

des Längsfadens, Zelle *2* dagegen liefert einen Ast, der sich neben den relativen Hauptfaden schiebt; er kann mit diesem dauernd parallel wachsen und so den Vegetationspunkt vergrößern. Doch das ist recht selten, im allgemeinen biegen sich die nach auswärts abgegliederten Zweige seitwärts, und in dem Maß als der Sproß sich verlängert, gehen sie in eine horizontale Lage über (Fig. 480, *1*). Dabei findet noch wiederholt eine Subdichotomie statt.

Die Verzweigung der Langtriebe weicht nicht nennenswert von den Vorgängen bei Platoma ab, sie gibt sich als normale Gabelung zu erkennen.

Aus dem festen Zusammenschluß aller einzelnen Fäden ergibt sich dann auch das Querschnittsbild (Fig. 480, *2*). Es resultiert in unserem Fall ein relativ dünnfädiger Zentralkörper (*ck*), eine großzellige, hauptsächlich speichernde Innen- (*ir*) und eine kleinzellige, assimilierende Außenrinde (*ar*). Auch quer verlaufende Hyphen (*h* Fig. 480, *2*) wie bei den früher behandelten Gruppen fehlen nicht. Ob diesen und den Längsfäden Leitungsfunktionen zukommen, wie Wille annimmt, lasse ich dahingestellt. Die Gebilde sind mit Florideenstärke oft derart vollgestopft, daß eine solche Vermutung nicht sofort einleuchtet.

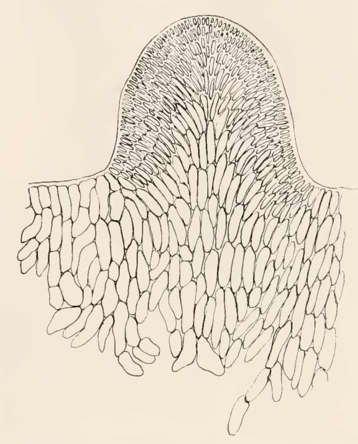


Fig. 481. *Polyides rotundus* n. Kützing. Junger Langtrieb, welcher sich aus dem Rhizom erhebt.

Für die als Beispiele ausgewählten Gattungen Furcellaria und Polyides sind Jugendstadien nicht genau bekannt, doch ist schon aus Kützings, Thurets und Rosenvinges Bildern (Fig. 481) ersichtlich, daß prinzipielle Abweichungen von Platoma oder Dumontia nicht gegeben sind. Auch bei diesen Formen erheben sich an scharf umschriebenen Stellen Fadengruppen vertikal aus der Sohle, die hier aber zahlreicher und von vornherein mehr oder weniger fest verkittet — wenn man will kongenital verwachsen — sind.

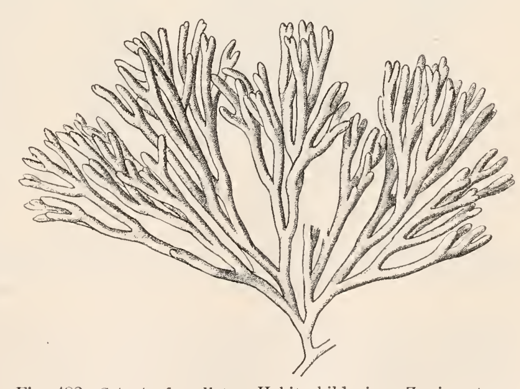


Fig. 482. *Scinaia furcellata*. Habitusbild eines Zweigsystems.

Scinaia.

Bei Platoma ragen die Längsfäden über den Scheitel weit hervor, das ist schon bei den vorerwähnten Gattungen nicht immer mehr der Fall

und bei Scinaia (Fig. 482) werden sie von ihren eigenen Zweigen derart überflügelt, daß sie in eine kleine Vertiefung zu liegen kommen (Fig. 483, *1*).

Die in der Scheitelgrube liegenden Längsfäden haben die in Fig. 483, *2* wiedergegebene Form. Sie unterscheiden sich in der Größe der Zellen nicht von allen übrigen; ja manchmal scheinen sie kleiner zu sein als ihre eigenen Zweige (s. Kny). Nach Svedelius verzweigen sie sich teils gabelig, teils seitlich. Nach der Fig. 483, *2* würde ich eher glauben, daß es sich

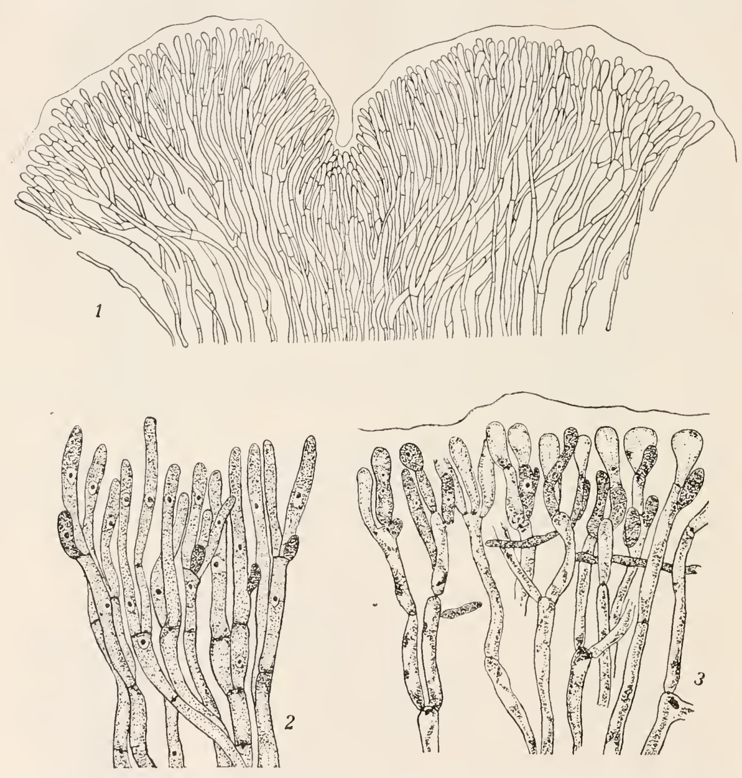


Fig. 483 n. Svedelius. *Scinaia furcellata.* *1* Längsschnitt durch den Scheitel. *2* Längsfäden aus der Mitte des Vegetationspunktes. *3* Beginnende Differenzierung der Epidermiszellen.

um eine Scheindichotomie wie bei Furcellaria u. a. handele. Die neu gebildeten Zweige schieben sich nach auswärts und so entsteht das, was ich als Springbrunnentypus bezeichnete, auch deswegen, weil von innen her immer neue Fäden strahlenartig nachgeschoben werden.

Je weiter sich die Fäden von der Scheitelgrube entfernen, um so deutlicher wird die Differenzierung in Außen- und Innenrinde, wie auch in den Zentralkörper. Erstere ist bei Scinaia in augenfälliger Weise aus völlig farblosen Zellen aufgebaut, die fast wie eine Epidermis zusammenschließen.

Svedelius zeigte im Gegensatz zu anderen Forschern, das neben diesen „Glaszellen“ immer noch farbige Zellen gegeben sind, aus welchen Haare oder Fortpflanzungsorgane hervorgehen (Fig. 483, *3*). Die älteren Sprosse von Scinaia werden hohl, weil die Rindenschichten sich dehnen, während die Längsfäden zerreißen oder als spinnwebeartige Massen den Hohlraum durchziehen.

Galaxaura.

Scinaia leitet hinüber zu den verkalkten Chaetangiaceen, unter welchen Galaxaura durch Askenasy, dann durch Kjellman am besten untersucht ist; auch Weber van Bosse, Börgesen u. a. haben sie, zu-

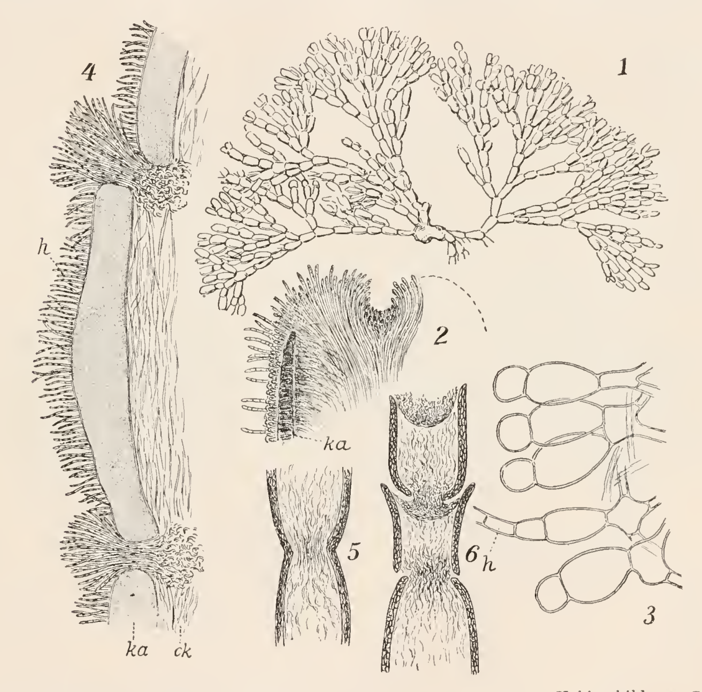


Fig. 484 n. Kjellman u. Askenasy. *1 Galaxaura moniliformis.* Habitusbild. *2 Gal. fruticulosa*; Scheitel schwach vergrößert. *3 Gal. ramulosa*; Rindenfäden am Ende aufgeschwollen. *4* Dies.; Stück des Längsschnittes durch einige Glieder. *5—6* Gelenkbildung bei *Gal. fragilis*. *ck* Zentralkörper, *ka* verkalkte Rinde, *h* Haare.

mal systematisch, bearbeitet. Es handelt sich (Fig. 484, *1*) um reich verzweigte Büsche, welche einer kleinen Cymopolia oder Halimeda nicht unähnlich sehen. Sie erinnern an diese Gattungen auch durch regelmäßige Unterbrechungen des Kalkmantels, d. h. durch die Gelenkbildungen, die bei Liagora noch völlig fehlen.

Das Scheitelwachstum der Galaxaura gleicht dem von Scinaia auf ein Haar (Fig. 484, *2*) und wie bei dieser werden auch besondere Rindenzellen (Fig. 484, *3*) gebildet. Doch sind sie wohl farbig und dienen der

Assimilation ebenso wie die „Haare", welche neben den Blasenzellen hervortreten und weit über sie hinausragen (Fig. 484, *3*).

Die Anzahl der letztgenannten Fäden ist bei den verschiedenen Arten von Galaxaura sehr verschieden, bald dominieren sie völlig (Fig. 484, *5*), bald treten sie ganz in den Hintergrund. Auch an verschieden alten Sproßabschnitten ist ihre Zahl verschieden.

Die Verkalkung beginnt nahe am Vegetationspunkte (*ka* Fig. 484, *2*). Die Kalkmasse wird in erster Linie zwischen die dicken Rindenfäden eingelagert; die langfädigen Assimilatoren bleiben indes frei (Fig. 484, *5*), und frei bleibt auch der Scheitel der keuligen Rindenzellen, d. h. die äußersten Außenwände der Rinde — ganz wie bei Halimeda u. a.

Die Gelenke entstehen nach Kjellman in den verschiedenen Untergruppen etwas verschieden. Im Subgenus Eugalaxaura sind die Sprosse zunächst von einem zusammenhängenden Kalkmantel umgeben, wie bei Liagora; erst nachträglich wird dieser ringförmig eingeknickt (Fig. 484, *6*) und aufgerissen (Fig. 484, *7*), dann werden die Zentralfäden an der Rißstelle durch Hyphen verstärkt, welche in buntem Gewirr zwischen diesen hindurchwachsen (Fig. 484, *6*). Die Hyphen dienen aber nicht allein der Festigung, sie entsenden durch den Riß des Kalkmantels radiäre Fäden (Fig. 484, *4*), welche außen als ein Ring von farbigen Haaren sichtbar werden, die wohl assimilatorisch tätig sind. Gelenke von der skizzierten Form entstehen bei dem Subgenus Eugalaxaura immer an den Ursprungsstellen der Äste, d. h. an den Knoten, außerdem sind solche in den Internodien recht häufig.

Letzteres ist nicht der Fall bei der Untergruppe Dichotomaria; hier entstehen die Gelenke primär. Die Pflanzen verzweigen sich sehr regelmäßig dichotomisch, die Äste bleiben an ihrer Basis von Jugend auf unverkalkt, während sie in den oberen Regionen verkalken. In diesem Falle besitzen die Gelenke nur zahlreiche Längsfäden, aber keine Rindenelemente. Das stimmt mit Corallina überein; für diese Gattung soll der Vorgang etwas eingehender geschildert werden.

Bezüglich mancher anderer Einzelheiten sei auf Kjellman verwiesen.

Corallineen.

Die Corallinaceen kann man in ihren einfacheren Formen wohl mit den Squamariaceen (s. unten) vergleichen, in den höher entwickelten erinnern sie stark an Galaxaura, und das um so mehr, als alle Vertreter unserer Gruppe eine starke Verkalkung fast sämtlicher Wände besitzen. Diesem Umstand ist es zu danken, daß sich manche Formen unverändert bis ins Tertiär zurückverfolgen lassen (s. Rothpletz).

Manche Gattungen der Corallinaceen (z. B. Corallina, Melobesien, einzelne Lithophyllen) wachsen in unmittelbarer Nähe der Wasseroberfläche; sie bevorzugen meist die Brandung, in welcher sie sich offenbar wohl fühlen und sich zu großen Beständen entwickeln. Andere Formen ziehen die Tiefen vor und häufen sich dort in riesigen Massen auf, weil die abgestorbenen Exemplare wegen ihres Kalkgehaltes nicht zerstört werden. So entstehen die bekannten „Nulliporenbänke", von denen den meisten Botanikern die Secchen im Golf von Neapel am bekanntesten sein dürften. Auf der Secca di Benta Palumma dominiert Lithothamnion ramulosum Phil., auf der Secca di Chiaja Lithophyllum expansum Phil. (Fig. 485).

Ähnliche Ansammlungen von Lithothamnion glaciale erwähnt Kjellman für Spitzbergen, dort bedecken sie in der Musselbai vier bis fünf (englische?) Quadratmeilen.

In tropischen Meeren bieten besonders die Korallenriffe den Corallineen geeignete Orte für die Aufhäufung, und in gewissen Fällen findet durch Kalk eine Verkittung zu Gesteinen statt. (Weber van Bosse, M. A. Howe u. a.; vgl. auch Bd. 3).

Unsere Kenntnisse über die Corallinaceen stützen sich auf die Arbeiten von Rosanoff, Bornet-Thuret; Graf Solms, Yendo, Weber van Bosse, Lemoine u. a. Die zuletzt genannten befaßten sich auch mit der Unterscheidung der Gattungen und Arten, die — nicht ganz leicht — auch von Foslie und Heydrich zu klären versucht wurde. Auf Grund allen vorliegenden Materials hat dann Svedelius eine Übersicht der Gattungen gegeben, die mir konsequent und klar zu sein scheint.

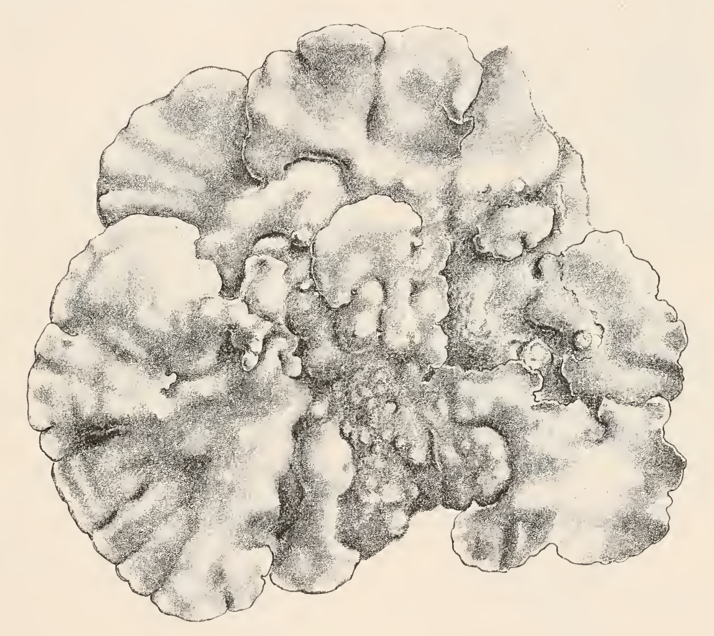


Fig. 485. *Lithophyllum expansum.* Orig.

Die Färbung unserer Florideen ist eine rosenrote, besonders bei denjenigen, welche man aus größeren Tiefen emporholt, daneben kommen fast weiße, violette usw. Farbentöne vor.

Die Formgestaltung der Corallinaceen ist eine recht mannigfaltige. Melobesia hat die Form dünner Krusten, welche dem Substrat überall fest aufliegen. Diese überziehen lebende Algen der verschiedensten Art, besonders natürlich die perennierenden Teile derselben (Fig. 487, *1*, *2*); sie kriechen auf festem Gestein hin, auf Scherben und Muschelschalen, kurz, nichts ist vor ihnen sicher; kleine Scheiben und Schalen werden oft ganz eingehüllt.

Auch die Lithophyllen sind krustenförmig, doch liegen die Krusten dem Substrat nicht fest auf, sondern sie stehen frei ab, bald erscheint die

ganze Masse relativ glatt und einfach (Fig. 485), bald aber wird sie durch Entwickelung zahlreicher aufrechter Lappen fast gekröseartig.

Junge Lithothamnien sind von Melobesien oft kaum zu unterscheiden, sie überziehen wie diese mannigfache Substrate. Später aber erheben sich aus den Krusten derbe korallenartige Auswüchse von mäßiger Länge (Fig. 486) oder andere höchst unregelmäßige Gebilde.

Da die Krusten mit ihren Auswüchsen lose liegende Muscheln, Gesteins- und Pflanzenfragmente vollständig umwuchern, entstehen passiv bewegliche, mehr oder weniger gerundete Gebilde. Auf solchen siedeln sich dann neue Lithothamnien an (*i* Fig. 486), und so können recht große Knollen zum Vorschein kommen. Werden von diesen abgelöste Stücke wieder umwachsen, so läßt sich aus diesem Vorgange wohl die erhebliche Vermehrung der Lithathamnien an Lagerstätten begreifen, an welchen Strömungen weder die Algen fortführen, noch fremdes Material herbeischaffen.

Von einer mäßig großen, krustigen Haftscheibe gehen auch die aufrechten Sprosse der Corallina- und Amphiroa-Arten aus. Diese sind aber weit stärker entwickelt als bei Lithothammion und stellen (Fig. 490, *1*) gabelig, fiederig usw. verzweigte Sprosse dar, welche, wie Galaxaura, mit Gelenken versehen sind. Hier reiht sich auch die nur schwach verkalkte Mastophora an mit aufrechten, flachen, in einer Ebene verzweigten Ästen.

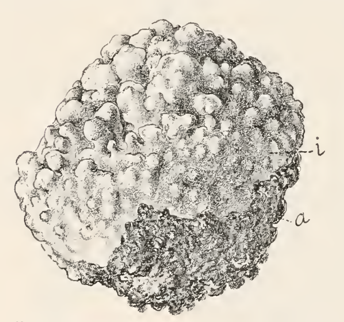


Fig. 486. *Lithothamnion spec.* Orig. Jüngere Kruste (*i*) eine ältere Knolle (*a*) überwuchernd.

Die parasitischen Corallinaceen mit fädig aufgelöstem Thallus übergehen wir hier unter Hinweis auf das allgemeine Parasitenkapitel.

Was nun den inneren Bau der soeben äußerlich behandelten Florideen betrifft, so stellen die Melobesien im wesentlichen einschichtige Scheiben mit Randwachstum dar nach dem Muster der Coleochaete scutata (Fig. 487, *3*). Die Zellanordnung entspricht den mehr oder weniger regelmäßigen Umrissen, und Sachs hat bekanntlich Rosanoffsche Figuren, die ungefähr unserer Fig 487, *3* entsprechen, benutzt, um daran die Gesetze der Zellanordnung zu demonstrieren.

Die Scheiben sind auch hier kongenital verwachsene Fäden, bei einigen Arten sind sie direkt in solche aufgelöst, z. B. bei Melobesia callithamnioides Falkenbg., das freilich nach Solms auch in fester Scheibenform auftritt (Fig. 487. *5*). Die Endzellen einzelner im Wachstum zurückbleibender Zweige werden hier wie in manchen anderen Fällen zu Haaren, welche späterhin abbrechen.

Als Besonderheit mögen die kleinen Deckzellen (nach Rosanoff) erwähnt sein. Es sind das Zellchen, welche an der Oberseite des Thallus durch uhrglasförmige Wände oder durch solche parallel zur Oberfläche abgeschnitten werden. Je nach der Entwickelung bedecken sie die normalen Elemente partiell oder ganz (*d* Fig. 487, *6*, *7*[a]) und schieben sich häufig zwickelartig zwischen zwei derselben ein; verkalkt sind sie nicht.

Bei gewissen Melobesien werden die Sohlen zu mehrschichtigen Basallagern, es entstehen durch Teilungen parallel zur Oberfläche meist kurze,

vertikale Zellreihen. Genau den gleichen Bau können auch Lithothamnien haben (Fig. 488, *4*). Es handelt sich um seitlich verwachsene Fäden, welche bogig aus der Sohle aufsteigen. Unnötig nennt man die horizontalen Reihen Hypothallium, die aufrechten Perithallium. Gewisse Lithophyllen (L. Patena n. Rosanoff, L. antarcticum n. Lemoine) haben einen etwas anderen Bau. Ein radialer Längsschnitt durch eine Scheibe (Fig. 488, *1*) zeigt alsbald, daß der Rand wulstartig ist und die übliche Springbrunnenanordnung aufweist. Man kann wohl von radial (im Sinne der Scheibe) verlaufenden Zentralfäden reden, welche durch pseudodichotome Teilungen Rindenfäden liefern; diese werden späterhin annähernd vertikal gegen die Ober- und Unterseite ge-

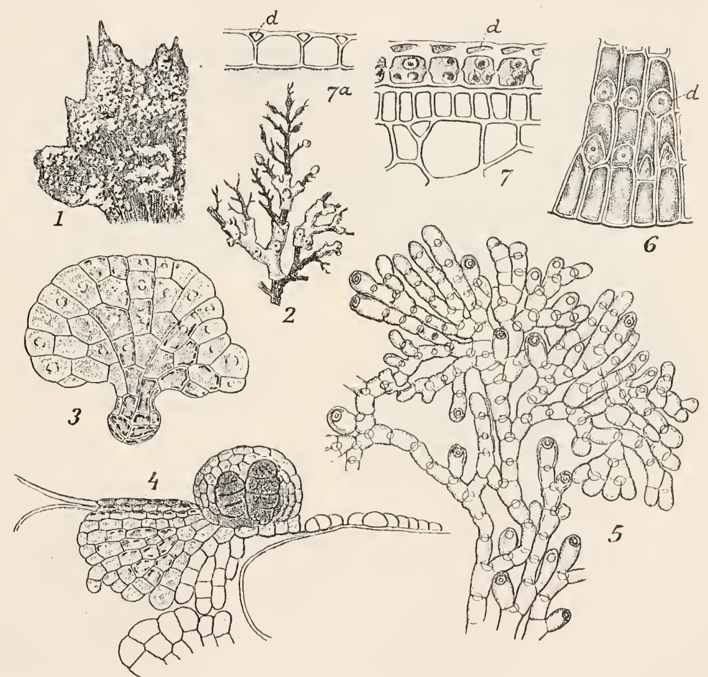


Fig. 487 n. Rosanoff, Kuckuck, Solms u. Orig. *1 Melobesia* auf *Udotea*. *2 Lithophyllum spec.* auf *Gelidium*. *3, 4 Melobesia spec.* auf einem Algenfaden. *5 Melobesia callithamnioides* Falk. *6, 7, 7ª* Deckzellen (*d*) von *Melobesia farinosa* resp. *M. rosea.*

stellt. Die beiden Thallusseiten sind insofern verschieden, als Deckzellen nur auf der Oberseite gebildet werden; auch sind häufig die Rindenfäden der Oberseite länger als die der Unterseite.

Die große Mehrzahl der Lithophyllen, Lithothamnien, wie auch verwandte Gattungen haben derbere Krusten. Der sog. Hypothallus ist genau so gebaut wie bei den eben erwähnten Formen, aus ihm, d. h. aus seinen Rindenzellen erheben sich an der vom Substrat abgekehrten Seite massenhaft vertikale Zellreihen (Fig. 488, *2*). Der Gegensatz zwischen diesen und dem

eigenartig geschichteten Hypothallium ist sehr auffällig und viel beschrieben, weil außerdem die Fruchthöhlen nach ihrer Entleerung von den weiterwachsenden Zellen umschlossen und überdeckt werden.

Die Protuberanzen und mannigfach gestalteten Auswüchse der Lithothamnien sind weiter nichts als lokale Sprossungen der Basallager, etwa so, wie wir das für Polyides (Fig. 481) schilderten. Ihr Bau folgt dem Springbrunnentypus. Damit aber führen sie hinüber zu den echten Corallinen mit ihren reich gegliederten aufrechten Sproßsystemen. Deren Bau freilich bietet auch kaum etwas besonderes wie Fig. 488, *3* zeigt (s. auch Fig. 490). Zentralkörper und Rinde sind ohne weiteres erkennbar. Im ersteren treten die gegen den Scheitel gewölbten Schichtungen besonders gut hervor, sie

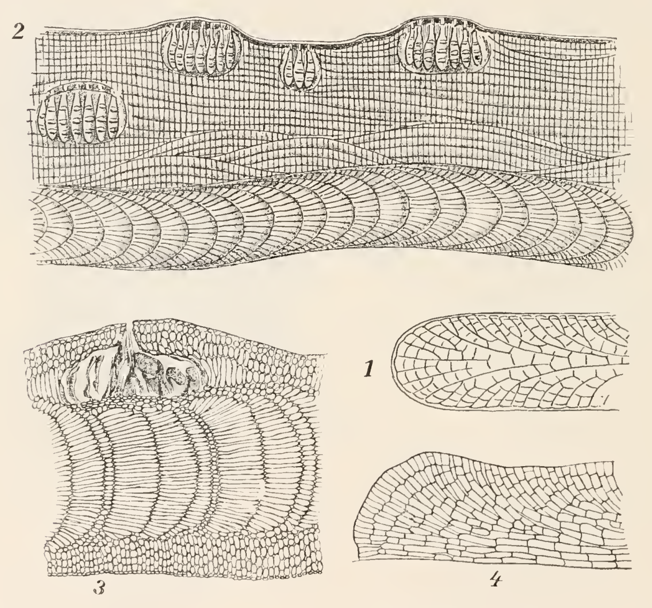


Fig. 488. *1 Lithophyllum Patena*, Radialschnitt des Thallus. *2 Lithothamnion Mülleri*, Thallus-Querschnitt n. ROSANOW. *3 Amphiroa echigoensis* n. YENDO. Längsschnitt des Sprosses mit Konzeptakeln. *4 Lithothamnion Lenormandi* n. ROSENVINGE. Schnitt durch den Rand der Kruste.

verdanken ihr Dasein den Zellen der Längsfäden, die alle auf gleicher Höhe endigen resp. beginnen. Verdeutlicht werden sie häufig durch kürzere Zelllagen, welche mit den längeren abwechseln.

Die Krusten der Corallinen können aufgefaßt werden als Sprosse, welche an ihrer Unterseite der Rinde entbehren, vielleicht auch als längshalbierte Organe.

Überall dienen wohl (PILGER) die äußersten Zellen der Assimilation, die etwas tiefer liegenden der Speicherung, die inneren der Leitung und auch der Festigung. Den Charakter von mechanischen Elementen nehmen die Längsfäden besonders in den Gelenken der Corallinae verae an (Fig. 490).

Die letzteren, die Genicula, sind stets unverkalkt, während die Zwischenglieder, die Articuli, Kalk führen. Dieser sitzt bei den Corallinen hauptsächlich in der Rinde, bei den krustenförmigen usw. Gattungen durchsetzt er alle Schichten. Immerhin wechseln nach LEMOINE bei Lithothamnion (in ihrem Sinne) stärker verkalkte Schichten mit anderen ab, welche geringere Kalkeinlagerungen führen. Erstere sind wohl auch stärker verdickt und speichern vorzugsweise die Stärke. Die Einlagerungen bestehen zu 77—85 % aus Kalziumkarbonat, zu 9—16 % aus Magnesiumkarbonat (s. CLARKE u. WHEELER). Zwecks Stofftransportes sind in den Wänden reichlich Tüpfel vorhanden; primäre verketten die normalen Fadenreihen in deren Längsrichtung, sekundäre verbinden sie seitlich. Die großen Basalzellen von Haaren, welche an den Rändern der Krusten usw. sichtbar werden, nennt man Heterocysten — recht unnötig.

Bei der Keimung der Corallinen legt sich, ähnlich wie bei Chylocladia, Polyides u. a. die Spore dem Substrat auf, um sich etwas abzuflachen, dann zerfällt sie in Quadranten (Fig. 489, *1*) und es entsteht weiter ein fast halbkugeliger Körper (Fig. 489, *2*), der sich mit der flachen Seite festsaugt. Sehr zeitig schon gehen aus diesem (Fig. 489, *3*) aufrechte Sprosse hervor, die sofort an ihrer Basis ein Gelenk bilden; eine hübsche Anpassung an die Wasserbewegung. Das Basallager verbreitert sich, es kann zu einer stattlichen Sohle werden und aus dieser erheben sich dann in größerer Zahl weitere aufrechte Sprosse, die ebenfalls zeitig Gelenke bilden. Die Scheitel der jungen und alten Sprosse sind wieder nach dem bekannten Typ gebaut, wie schon KNY nachwies. Ein Unterschied besteht insofern, als bei Amphiroa u. a., ebenso wie bei den Lithothamnien der Scheitel mit einer Schicht von Deckzellen überzogen ist. Diese fehlt in den jugendlichen Regionen der Corallina (Fig. 490) und wird erst an etwas älteren Gliedern entwickelt (SOLMS). Die eigentlich teilungsfähigen Zellen des Scheitels sind also be Corallina u. a. die Endzellen der Längsfäden, bei Amphiroa und Verwandten die Elemente dicht unter den Deckzellen.

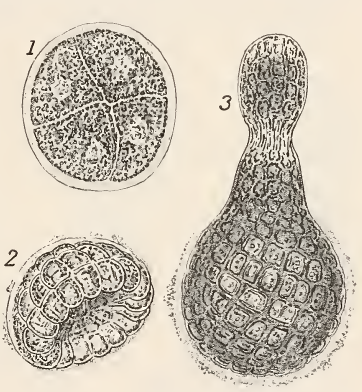


Fig. 489. Keimpflanzen von *Corallina rubens* n. THURET.

Die Verzweigung von Corallina und Amphiroa erfolgt nach SOLMS in der Weise, daß am apikalen Ende eines verkalkten Gliedes zwei, drei, ja fünf Höckerchen fast gleichzeitig hervortreten (Fig. 490, *2*), Sind drei oder fünf Anlagen vorhanden, so pflegt die mittlere unter energischem Wachstum die Hauptsache fortzusetzen, die seitlichen werden zu Seitenzweigen, welche nur vereinzelt eine erhebliche Länge erreichen.

Beim Vorhandensein zweier Anlagen können beide gleich stark wachsen und damit Gabelung herbeiführen. Äste können auch sekundär aus den verkalkten Gliedern hervorbrechen.

Bei Corallina ist die Gelenkbildung mit der Verzweigung eng verknüpft. Die Anlage eines Astes oder eines neuen Gliedes beginnt mit der Verlängerung der Achsenfäden (Fig. 490, *3*). Diese wachsen in größerer

Zahl lang aus, ohne daß Querwände gebildet würden. In dem Bündel der parallel gestellten Fäden sammelt sich das Plasma jeweils an den Spitzen

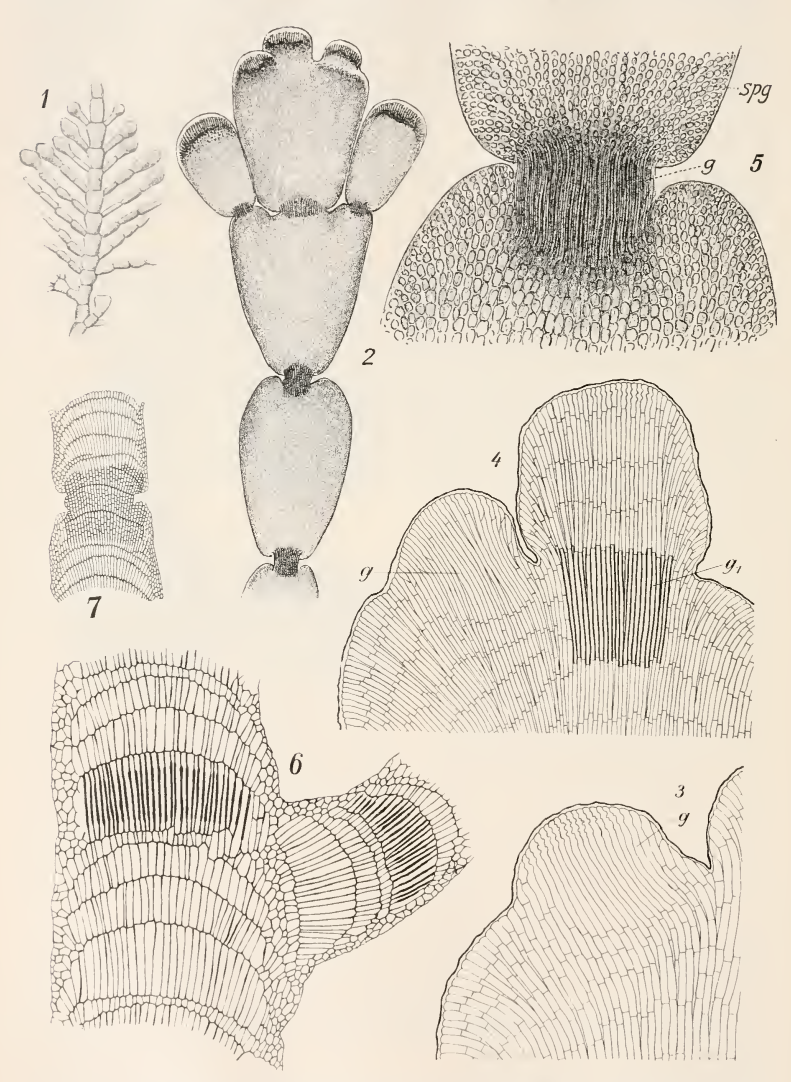


Fig. 490. *1 Corallina spec.* Habitusbild. *2* Spitze eines Zweiges schwach vergrößert. *3* Ganz junge Sproßanlage. *4* älterer Hauptsproß und jüngerer Seitentrieb. *5* Sproßglieder mit zwischenliegendem Gelenk. *6* Gelenkbildung bei *Amphiroa valonioides*. *7* Dass. bei *Corallina spec.* *spg* Sproßglied, *g* Gelenkfäden. *1, 6, 7,* n. YENDO, die übrigen Bilder Originale.

der Zellen. Das sieht man an Objekten, welche in toto durchsichtig gemacht wurden. In entkalkten Schnitten nimmt man nur eine Längswellung der Wände wahr (Fig. 490, *3*), ein Zeichen, daß sie am Oberende noch zart sind. Schließlich werden aber doch die plasmareichen Spitzen von den langen Zellen durch Querwände abgetrennt. Diese teilen sich nicht weiter, sie stellen bereits die Anlage des Gelenkes dar (Fig. 490, *3 g*). Zunächst dünnwandig, verdicken sie die Wände immer mehr, während der Inhalt abnimmt. In Hämatoxylin treten sie ungemein augenfällig hervor (*g'* Fig. 490, *4*).

Die plasmareichen Spitzenzellen strecken sich erneut und gliedern, wenn sie ein gewisses Ausmaß erreicht haben, nach unten wieder Längszellen ab (Fig. 490, *4*). Diese sind aber nicht so lang wie die Gelenkfäden, ihre Anordnung in Querreihen, von der wir schon oben sprachen, zeigt Fig. 490, *4* gut. Wie das beim Springbrunnentyp üblich, biegen die peripher gestellten Längsfäden nach auswärts, um die Rinde aufzubauen (Fig. 490, *4*). Sie bedeckt die Gelenkfäden noch ziemlich lange, schließlich aber strecken sich diese derart, daß die Rinde gesprengt wird (Fig. 490, *5*). Jetzt erinnert der Gelenkbau stark an Halimeda. Inwieweit bei der endgültigen Herstellung solcher Gelenke eine Entkalkung mitspielt, übersehe ich nicht ganz; sie muß doch wohl Platz greifen.

Es folgen aber keineswegs alle Corallineen demselben Typus. Gering sind die Abweichungen noch bei Amphiroa valonioides und Verwandten, welche Yendo untersuchte. Die Gelenke entstehen hier erst in einer gewissen Entfernung von der Spitze der Haupt- bzw. Seitensprosse (Fig. 490, *6*). Wenn die Gewebe bereits ziemlich weit differenziert sind, strecken sich die Zellen der Längsfäden in einem Abschnitt des Sprosses ganz bedeutend und verdicken ihre Wände. Die Zellen der Rinde folgen dem nicht und werden abgeworfen. Eine Entkalkung dieses Sproßabschnittes muß damit Hand in Hand gehen. Solms skizzierte die Vorgänge ähnlich.

In den meisten vorerwähnten Fällen bestehen die Gelenke aus einer einzigen Reihe langgestreckter Zellen. Dem ist aber nicht immer so. Bei anderen Amphiroa-Arten (A. dilatata, ephedraea usw.) beginnt die Gelenkbildung mit der Entkalkung scharf umschriebener Zonen an den Sprossen; ist das erledigt, so bricht allmählich die Rinde auseinander, die Längsfäden werden frei. Deren Zellen zeigen anfänglich die normale Länge, später aber zerfallen sie durch Querwände in kürzere Elemente, und dann bietet das Ganze ein Bild, wie Fig. 490, *7*. Natürlich sind auch in diesen Gelenken die Längswände verdickt.

Als einfachste Form mag Metagoniolithon (Amphiroa stelligera) gelten. Hier wird zwar der Kalk an den zu Gelenken bestimmten Stellen gelöst; aber weitere Veränderungen ergeben sich kaum, die Rindenzellen bleiben erhalten.

Auch damit ist die Sache noch nicht erschöpft. Ich muß auf die schon oben erwähnten Forscher verweisen. Weber van Bosse möchte nach der Gelenkbildung die Gattungen unterscheiden und sie hat auch Amphiroa darnach so umgrenzt, daß die Gruppe einheitlich erscheint. Ich glaube aber nicht, daß ihr alle Forscher folgen. Immerhin mag erwähnt sein, daß Amphiroa in seinem Bau starke Anklänge an Lithothamnion aufweist, und man könnte sich vorstellen, daß die Gelenkbildung hier noch eine primitivere ist als bei den höher entwickelten Corallinen.

Es ist natürlich kaum zu sagen, ob die Melobesien und Lithophyllen primitive oder reduzierte Formen sind. Bei dem ziemlich verwickelten Bau der Früchte wäre ich geneigt, sie von Corallina und Verwandten herzuleiten,

nicht umgekehrt diese von jenen. Doch wiederholen sich hier dieselben Zweifel wie bei Coleochaete und vielen anderen.

Squamariaceen.

Die Squamariaceen haben in ihrem Wuchs eine erhebliche Ähnlichkeit mit den Lithophyllen und anderen Corallineen.

Petrocelis, Cruoria, Rhododermis u. a. schmiegen sich, ohne Rhizoiden zu bilden, dem Substrat fest an, Peyssonnelia (Fig. 491, *1*.) dagegen sitzt zwar auch in ihrer Jugend der Unterlage krustig auf, später aber hebt sie sich von dieser ab und treibt außerdem am Rande wie auf der Fläche ihres Thallus ziemlich zahlreiche Lappen, sodaß eine erhebliche Ähnlichkeit mit Zanardinia, Cutleria adspersa usw. entsteht.

Nägeli, Thuret (bei le Jolis), Schmitz, Kuckuck, Rosenvinge, Kylin, Batters, Weber van Bosse berichten über den Aufbau der Thallome, Killian über die Keimlinge. (Fig. 491, *5*—*8*).

Allen Squamariaceen gemeinsam ist eine ein- oder mehrschichtige Sohle, welche aus jeder ihrer Zellen vielgliederige aufrechte Fäden treibt. Diese sind unverzweigt oder auch gegabelt. Bei Cruoria usw. stehen sie nur in mäßig festem Zusammenhang, bei Peyssonnelia, Rhododermis u. a. schließen sie so dicht aneinander, daß ein völlig festes Gewebe entsteht, und demgemäß bietet ein Schnitt parallel zur Krustenfläche den Anblick eines Parenchyms. Peyssonnelia richtet seine aufrechten Zellreihen mit Vorliebe schräg geneigt nach dem Rande des Thallus (Fig. 491, *3*); sie läßt nach abwärts, im Gegensatze zu anderen Squamariaceen, Rhizoiden entspringen und entsendet auch solche resp. Hyphen zwischen die unteren Teile der aufgerichteten Fäden.

Der Aufbau dieser Gruppe wird uns klar, wenn wir von Ethelia ausgehen. Ein Schnitt senkrecht zur Fläche des Thallus zeigt das in Fig. 491, *4* wiedergegebene Bild. Man kann mit Weber van Bosse einen Mesothallus, einen oberen und einen unteren Perithallus unterscheiden. In Wirklichkeit handelt es sich um einen horizontal gelegten Sproß, dessen Achsenfäden (m) Zweige schräg gegen das Substrat und ebenso schräg nach aufwärts richten. Die aufgerichteten Fäden teilen sich weiter und schließen zu einem dichten Gewebe zusammen (Fig. 491, *4*, *ps*). Bei Peyssonnelia ist ebenfalls ein horizontal liegender Achsenfaden erkennbar (*m* Fig. 491, *3*). Derselbe gliedert aber gegen die Unterlage hin nur wenige Zellen ab (*pi* Fig. 491, *3*). Die Hauptmasse der Seitenzweige ist (*ps*) nach oben gerichtet. Die alte Nägelische Fig. 491, *2* stimmt mit dieser Auffassung ohne weiteren Kommentar überein. Die horizontalen Achsen (*m*) sind auch bei vielen Formen erkennbar, wenn man die Krusten abhebt und sie von der Unterfläche betrachtet.

Freilich kann es zweifelhaft erscheinen, ob sämtliche Vegetationskörper der Squamariaceen in diesem Sinne gedeutet werden können; denn bei vielen von ihnen ist von solchen Zentralfäden nichts zu sehen, und hier könnte man wohl annehmen, daß es sich um Sohlen handle, deren Fäden dicht zusammengeschlossen nach allen Richtungen horizontal ausstrahlen. Von diesen würden sich dann, etwa so wie bei Ralfsia (S. 31, Fig. 312), senkrechte Fäden erheben.

Die Keimung gibt keine vollkommenen Anhaltspunkte. Die Sporen von Cruoria legen sich nach Killian durch Schleim fest, teilen sich der Länge nach und bilden dann zwei schräge Wände, welche etwas hellere Zellen gegen das Substrat zu abgliedern. Während das obere Stockwerk

nur noch wenige Teilungen erfährt, wachsen die beiden unteren Zellen am Rande stark weiter und erzeugen so eine Sohle; die dann in die erwähnten Krusten, Lappen usw. übergeht (Fig. 491, *5—8*).

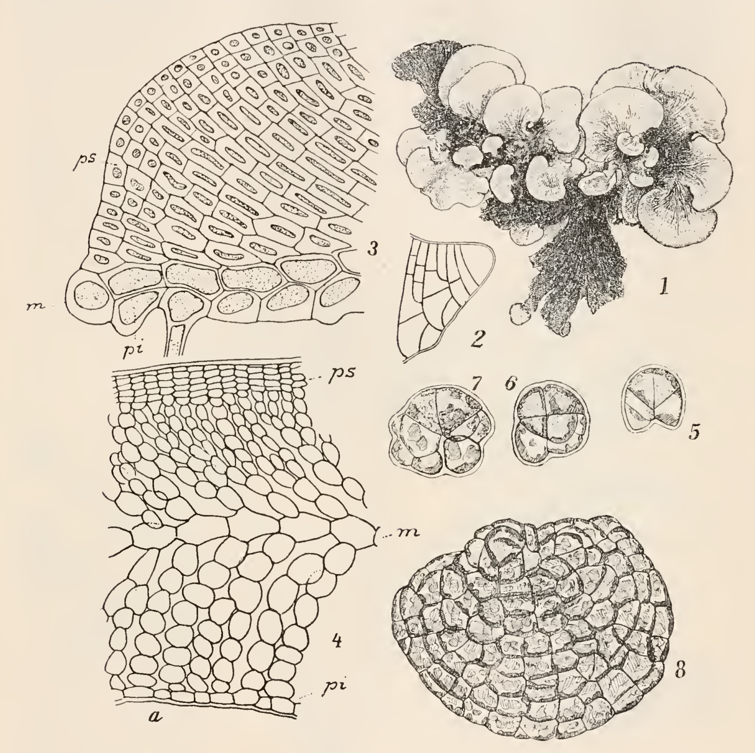


Fig. 491. *1 Peyssonelia squamaria*, Thallus von der Fläche. Orig. *2, 3* Dies. n. Nägeli u. Weber van Bosse. Radialschnitt durch den Thallusrand. *4 Ethelia Fosliei* n. Weber van Bosse, Thallusquerschnitt. *5*—8 Keimlinge von *Cruoria* n. Killian. *m* Markfaden, Mesothallus, *pi* unterer, *ps* oberer Perithallus.

An dieser Stelle mag auch die vielfach zweifelhafte Gattung Hildenbrandtia erwähnt sein (s. a. Lingelsheim). Sie bildet mehrschichtige unverkalkte Krusten auf Steinen usw. Eine Art gedeiht im Süßwasser.

2. Gigartinales und Rhodymeniales.

Die Gigartineen, Rhodophyllideen, Sphaerococcaceen, Rhodymeniaceen u. a. bieten in ihrem vegetativen Aufbau des prinzipiell Wichtigen wenig mehr, als die vorbehandelten Gruppen; immerhin wollen wir zur Orientierung des Lesers einiges herausgreifen. Naegeli, Kny, Wille, Haufe, Darbishire, Olson, Batters, Thuret, Bornet, Kylin u. a. haben über die

fraglichen Formen berichtet ohne freilich immer eine konsequente Durcharbeitung der Anatomie beabsichtigt zu haben. Weitere Untersuchungen würden wohl noch manchen Aufschluß über die Funktion der einzelnen Gewebeelemente liefern. Wille hat damit begonnen. Das Studium der Keimlinge durch Killian und Kylin gab willkommene Anhaltspunkte für das Verständnis des ganzen Aufbaues.

Chondrus und Gigartina.

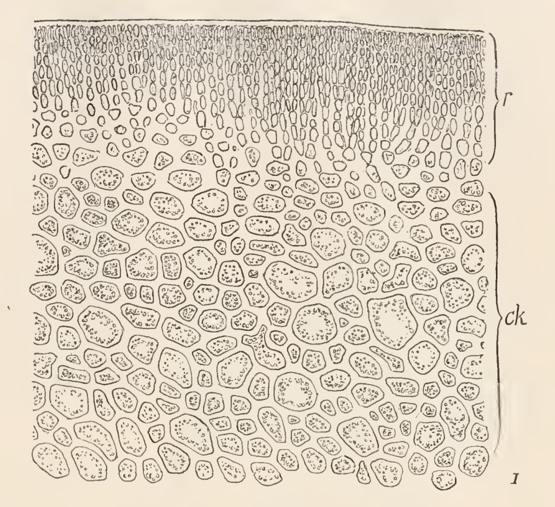
Die Gigartineen sind meistens knorpelig-harte, seltener dünn membran-artige Formen. Als Typus der Familie darf man wohl die geweihartig-flachen, gabelig verzweigten Chondrus-, Gigartina- und Phyllophora-Arten betrachten (Fig. 492), sie sind durch Chondr. crispus und Gig. ma-



Fig. 492. *Gigartina mamillosa.* Orig.

millosa jedenfalls am bekanntesten. Von ihnen führen alle Übergänge hinüber zu Formen wie Callymenia und Iridaea, fast oder ganz ungeteilten, blattartig-gestielten Formen. Nicht alle Vertreter der Familie sind indes gabelig verzweigt. Z. B. weist Gigartina Teedii eine ziemlich regelmäßige, fast alternierend-zweizeilige Verzweigung auf und ähnliches dürfte für Callophyllis-Arten gelten.

Die Formen sind jedenfalls größtenteils perennierend. Bei Beginn einer neuen Vegetationsperiode wachsen z. B. bei Phyllophora membranifolia die alten Thallome nach DARBISHIRE überall weiter, bei Phyllophora Brodiaei aber sprossen nur eng umgrenzte Stellen der alten Triebe aus, so daß hier das junge Laub gegen das alte scharf abgesetzt erscheint, in gewissem Sinne ein Seitenstück zur Laminaria. Über andere Formen liegen hinreichende Angaben nicht vor, doch dürften sie sich in mehreren Fällen ähnlich verhalten.



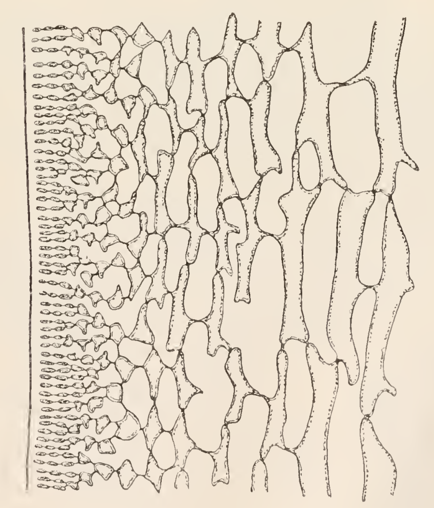


Fig. 493. *Chondrus crispus.* *1* Orig. Präp. GRUBER. Thallusquerschnitt. *r* Rinde, *ck* Zentralkörper. *2* Längsschnitt n. KYLIN.

Schnitte durch den Thallus von Chondrus zeigen das Bild wie Fig. 493, *1*. Der Zentralkörper ist aus einem festen Gewebe aufgebaut, an der dicken Rinde sieht man leicht die strahlige Anordnung der ziemlich kleinen Zellen. Nach KYLIN, dessen Abbildung wir in Fig. 493, *2* wiedergeben, lösen sich die Gewebe im Längsschnitt in die Fadenreihen und Fadenbüschel auf, die wir von anderen Florideen genugsam kennen. KYLIN findet noch sekundäre Tüpfel zwischen Zellen, die zwar einander berühren, aber nicht genetisch miteinander zusammenhängen. Gigartina und Phyllophora (DARBISHIRE, KONONOW) verhalten sich nicht wesentlich anders. Viel mehr ist aber auch nicht zu sagen.

Schon im 18. Jahrhundert zog die Aufmerksamkeit der Kamtschatkareisenden (Steller u. a.) die seltsame Constantinea auf sich. Portels und Ruprecht bildeten sie ab. Setchell bearbeitete die Spezies. Eine dichotom verzweigte, etwa federkieldicke Achse trägt in bestimmten Abständen Blattrosetten, welche auf Grund ihrer Rotfärbung mit Blumenkronblättern eine gewisse Ähnlichkeit haben. Die Wachstumsweise ist etwa folgende. Die jungen Sprosse erweitern sich an ihrer Spitze zu einem breit tellerförmigen Körper (Fig. 494); aus der Mitte des Tellers erhebt sich späterhin ein neuer Sproß, welcher anfangs stielartig gerundet ist, dann aber wiederum einen großen Teller bildet. Diese Prozedur wiederholt sich mehrfach. Eine Gabelung der gerundeten Sprosse entsteht dadurch, daß aus der Tellermitte statt einer zwei Prolifikationen hervorgehen. Durch nachträgliches Einreißen werden die Tellerscheiben in mehrere Lappen zerlegt und diese fallen unter Hinterlassung einer Narbe (*n* Fig. 494) ab.

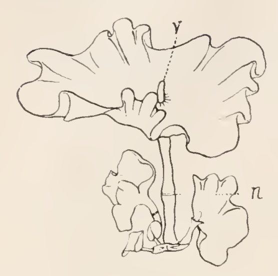


Fig. 494. *Constantinea rosa morina* n. Freeman. *v* Vegetationspunkt, *n* Narbe eines abgefallenen Flachsprosses.

Fig. 495. *Acanthopeltis japonica* n. Okamura. *1* Habitusbild der ganzen Pflanze. *2* flacher Sproßteil fruktifizierend. *3, 4* Sproßspitzen (*3* etwas schematisiert).

Acanthopeltis und Neurocaulon.

Nicht minder eigenartig sind Acanthopeltis unter den Gelidiaceen und Neurocaulon unter den Cryptonemiaceen. Anatomisch bieten sie nichts neues. Sie stellen scheinbar beblätterte Sprosse dar (Fig. 495, *1*), welche sich von einem rhizomähnlichen Gebilde erheben. SCHMITZ konnte nun zeigen, daß die von OKAMURA beschriebene japanische Acanthopeltis ein Sympodium darstellt, das sich aus gestielten Flachsprossen aufbaut. Die junge Pflanze hat man sich vorzustellen als einen blättchenähnlichen Sproß (etwa wie eine kleine Udotea). Dort, wo Stiel und Spreite ineinander übergehen, bildet sich ein neuer Vegetationspunkt; die Spreite wird in eine horizontale Lage gedrängt, die Anlage an ihrer Basis aber wird zu einem neuen gestielten Flachsproß, der wiederum verdrängt wird usw. (Fig. 495, *3*). Da die blätterähnlichen Sprosse nach verschiedenen Richtungen abbiegen, entsteht das Bild einer beblätterten Pflanze, das um so mehr, als die Stiele glatt, die Scheinblätter rauh sind, und außerdem letztere unter Hinterlassung einer Narbe abfallen.

Unter den

Rhodophyllideen

kehren vielfach Geweih- und Blattformen wieder, daneben kommen gerundete Gestalten zum Vorschein, einseitig verzweigte wie Soliera u. a. Ich erwähne sie, weil bei ihnen häufig der Zentralkörper seine mittleren Zellen voneinander löst. In den so entstehenden Hohlraum wachsen Hyphen ein, welche denselben mehr oder weniger dicht ausfüllen (*h* Fig. 496).

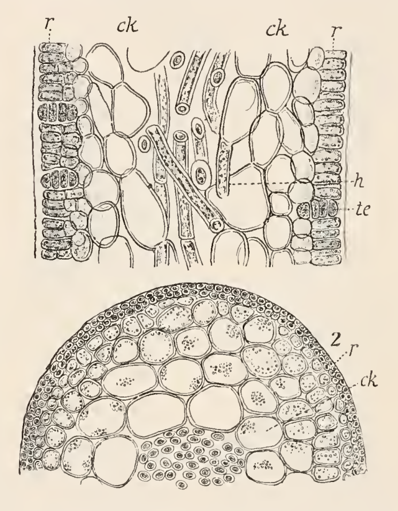


Fig. 496 n. BORNET u. KÜTZING. *1 Flahaultia appendiculata*: Längsschnitt des Thallus. *2 Solieria chordalis*; Querschnitt, *r* Rinde, *ck* Zentralkörper, *h* Hyphen, *te* Tetrasporen.

Mittelstufen zwischen den Gigartineen und den eben genannten Algen sind durch Euthora u. a. gegeben, bei welchen nach WILLE relativ kurze Hyphen im Zentrum des Ganzen zwischen die Zentralkörperzellen vordringen und so ein Gewebe erzeugen, in welchem große und kleine Zellen augenfällig nebeneinander gelagert sind.

Chrysymenia.

In verschiedenen Gruppen der Florideen ist die Neigung vorhanden, durch Dehnung der peripheren Teile Hohlräume zu schaffen. Das tritt besonders bei Chrysymenia und auch bei deren Vorläufer Bindera hervor. Chrysymenia uvaria (Fig. 497, *1*) führt an einem mehrfach verzweigten Sproßsystem zahlreiche blasenförmige Kurztriebe, Chr. mikrophysa besteht aus einer einzigen gestielten birnförmigen Blase (Fig. 497, *2*). Andere Formen sind z. B. bei BÖRGESEN abgebildet.

Die junge Pflanze von Chr. microphysa bildet eine Sohle, die u. a. stark an Halymenia erinnert (KILLIAN) (Fig. 498, *2*). Ungefähr aus deren Mitte erheben sich 5—6 aufrechte Fäden, legen sich mit ihren Spitzen zu-

sammen, wachsen zunächst getrennt weiter, dann aber schließen sie zu einer kleiner Blase zusammen (Fig. 498, *1*, *3*). Deren Hauptzuwachs erfolgt an der Spitze, das ist aus Fig. 498, *3* leicht zu sehen, die oberen Zellen sind offenbar noch embryonal, während die unteren annähernd fertig entwickelt sind. KILLIAN gibt auch an, daß die Anordnung der Zellen am Scheitel noch ganz der Fadenstruktur entspreche. Interkalare Teilungen fehlen auch nicht, sie dürften vor allem zur Bildung des Stieles führen. Dieser bleibt dauernd fest. Die Blase ist im Innern mit Schleim gefüllt, ihre Wandung besteht aus großen und kleinen Zellen, etwa so, wie das in Fig. 498, *4* oben angedeutet ist. Näheres darüber bei KUCKUCK. Die Blasen der Chr. uvaria entstehen als Auswüchse an den Langtrieben vermutlich in ähnlicher Weise wie das eben für die Einzelblasen der kleineren



Fig. 497. *1 Chrysymenia uvaria* nat. Größe. Orig. *2 Chrysymenia microphysa*, 4 fach vergr. n. KUCKUCK.

Fig. 498. *Chrysymenia microphysa* n. KILLIAN u. KUCKUCK. *1—3* Keimlinge von der Seite. *4* Keimling im Längsschnitt.

Spezies angegeben wurde, ihre Wand ist etwas derber. Auch darüber erzählt KUCKUCK das Nötige.

Chylocladia und Verwandte.

Eine eigenartige Gruppe, die freilich durch Chrysymenia schon verständlich wird, sind die Rhodymeniaceen Champia, Chylocladia und Lomentaria. Sie stellen (Fig. 499) meistens unregelmäßig wirtelig verzweigte Sprosse dar, welche an den Internodien etwas aufgetrieben, an den Knoten aber ein wenig eingeschnürt sind. Längsschnitte ergeben (Fig. 500, *10*), daß die Internodien hohl und mit dünner Gallerte gefüllt sind; ihre Wandung ist bei einigen Arten ein-, bei anderen mehrschichtig. Die Knoten werden bei Chylocladia, Champia und Lomentaria articulata von einem Diaphragma durchsetzt. Dasselbe besteht aus einer Lage von Zellen. Bei manchen Lomentaria-Arten fehlt es oder ist unvollständig. Vielfache Untersuchungen von NÄGELI, BERTHOLD, BIGELOW, GIARD, KNY, WILLE, SCHMITZ, HAUPTFLEISCH, GRAF SOLMS, DAVIS, KILLIAN, KYLIN, BÖRGESEN klärten die Sachlage, freilich nicht ohne Kampf. SCHMITZs Auffassung vom Fadenbau blieb in der Hauptsache Siegerin. Ein solcher ist besonders deutlich bei den Lomentarien. Ein Längsschnitt durch den Scheitel (Fig. 500, 9) zeigt die Längsfäden und deren auswärts gekehrte Seitenäste, welche zur mehrschichtigen Rinde zusammenschließen. Das wäre etwa ein Platoma (Fig. 255, S. 474) bei welchem die Längsfäden in der Mitte auseinander gewichen sind. Die Diaphragmen entstehen dann dadurch, daß die Längsfäden an den Einschnürungsstellen des Thallus miteinander in Berührung bleiben, sie werden dort dicker, die Zellen bleiben kürzer.



Fig. 499. *Chylocladia californis.* Orig.

Im allgemeinen ist die Zahl der Längsfäden vier, demnach müssen von oben gesehen vier Scheitelzellen zum Vorschein kommen. Solche treten uns auch bei den Chylocladien entgegen, deren Scheitel Fig. 500, *8* nach BERTHOLD wiedergibt. Andere Forscher zeichnen die Sache etwas anders, doch stimmen sie alle darin überein, daß Zellreihen in mäßiger Zahl gegen den Scheitel konvergieren. Die Keimlinge dürften die beste Aufklärung geben (SOLMS, DAVIS, KILLIAN, KYLIN).

Die Spore wird am Substrat durch Schleim festgeheftet, sie bleibt zunächst kugelförmig, wird aber durch zwei gekreuzte senkrechte Wände in Quadranten zerlegt. Letztere zerfallen durch Horizontalwände in mehrere Stockwerke (Fig. 500, *4*), die unteren werden durch Längswände weiter zerlegt, das oberste aber erfährt diese Teilung nicht, und so resultieren vier Scheitelzellen, die bei der Aufsicht besonders gut hervortreten (Fig. 500, *6*). Auf dieser Stufe ist der Keimling noch ohne Höhlung im Innern, eine solche wird aber kurz darauf durch Auseinanderweichen der Zellen gebildet. Gleichzeitig werden aus dem untersten Stockwerk Rhizoiden vorgetrieben. In einer Seitenansicht kann man (Fig. 500, *5*) die Scheitelzellen und die aus ihr hervorgehenden Längsreihen immer noch erkennen. Die Anordnung in den älteren Scheiteln (Fig. 500, *8*) läßt sich mit SOLMS und DAVIS durch die Annahme verstehen, daß Segmente oder Segmentteile der vier Scheitelzellen sich zwischen die letzteren einschieben. Das zeigt sich besonders in der Aufsicht.

Längsschnitte des Scheitels der Chylocladia zeigen naturgemäß zwei Zellreihen mit Scheitelzellen. Die scheibenförmigen Segmente, welche von letzteren abgegliedert werden, zerfallen bald durch eine Längswand in eine kleine innere und in eine größere äußere Zelle (*cf.*, *r*). Damit ist nun die Ähnlichkeit mit Lomentaria klar gestellt (Fig. 500, *9* u. *10*) denn die innere Zelle stellt die Anlage des Längsfadens dar, sie streckt sich erheblich, ohne sich zu teilen (Kylin). Die äußere Zelle (*r*) ist die Anlage der Rinde, sie wird nicht bloß durch Querteilungen in eine Anzahl von Stockwerken zer-

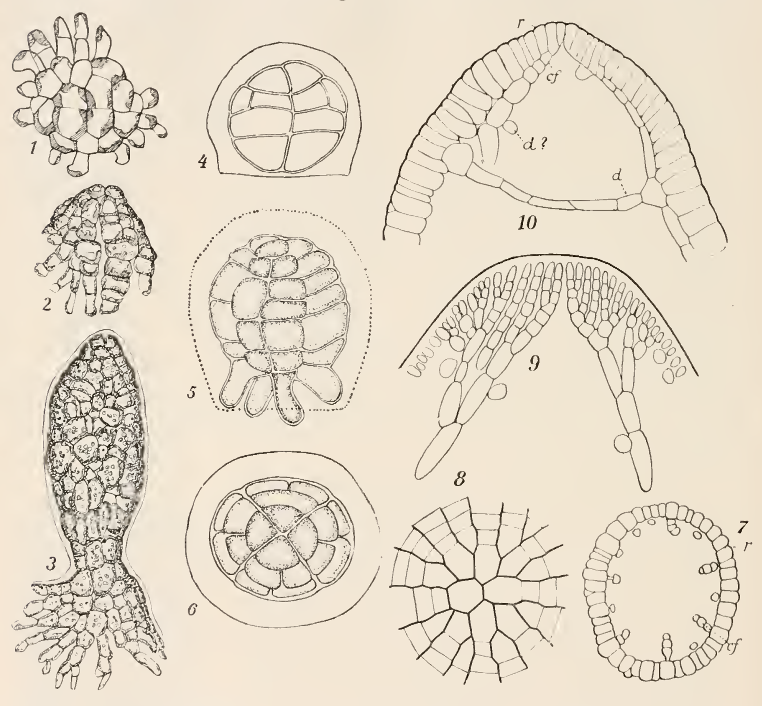


Fig. 500. *1—3* Keimlinge von *Lomentaria clavellosa* n. Killian. *4—6* Keimlinge von *Chylocladia californis* n. Kylin. *7* Querschnitt des Sprosses von *Champia parvula* n. Bigelow. *8 Chylocladia californis*, Scheitelansicht n. Berthold. *9* Längschnitt des Scheitels von *Lomentaria articulata* n. Giard. *10* Längsschnitt des Scheitels von *Chylocladia* n. Grubers Präparat.

legt, sondern es treten auch antikline Längswände auf und infolgedessen rücken die Längsfäden, die sich im obersten Ende des Scheitels noch seitlich fast berührten, in tangentialer Richtung auseinander und erscheinen auf dem Querschnitt in den durch Fig. 500, *7* angegebenen seitlichen Entfernungen.

Die Wand der Chylocladien bleibt einschichtig. Nur an gewissen Stellen wird eine Zweischichtigkeit dadurch angedeutet, daß die Rindenzellen durch eine schräge, antikline Wand Zellchen abgliedern, welche später zu kurzen Haaren werden.

Die einschichtigen Diaphragmen von Chylocladia u. a. entstehen nach den Angaben der meisten Autoren dadurch, daß die Längsfäden schon frühzeitig gegen das Innere horizontale Fortsätze treiben (Fig. 500, *10d*), welche etwa in der Mitte des Hohlraumes aufeinander stoßen. Die Fortsätze werden durch Wände von den Längsfäden abgegliedert und teilen sich später noch mehrfach. Die Längsfäden bleiben auch in den Diaphragmen bis zum gewissen Grade als solche erkennbar (Fig. 500, *10*).

Die Rindenzellen bilden nach Debray bei manchen Arten Hyphen, welche den Hohlraum durchwachsen. Sie haben mit den Längsfäden nichts zu tun; gerade deswegen habe ich für die ersten den in der Literatur häufig benutzen Ausdruck „Längshyphen" ganz vermieden, und mir scheint, als ob bisweilen eine Konfundierung dieser heterogenen Elemente stattgefunden hätte.

Die Bildung der Seitenzweige beginnt an den Knoten damit, daß Rindenzellen in radialer Richtung auswachsen.

Man wird kaum behaupten können, daß die Keimlinge der Chylocladia eine Fadenstruktur zeigen, eine solche wird erst auf den späteren Stufen angedeutet, aber auch sie wäre nicht ohne weiteres klar, wenn wir nicht zum Vergleich die Lomentaria daneben hätten. Diese ist wohl die primitivere Form, Chylocladia die abgeleitete. Das geht auch aus der Art zu keimen hervor. Lomentaria zeigt zunächst auch Längs- und Querteilungen der Sporen, bildet aber sehr rasch eine Sohle (Fig. 500, *1*), aus dieser erheben sich dann in der Mitte vier Zellen (Fig. 500, *2*). Das sind die Scheitelzellen, welche den Sproß aufbauen. Wir haben hier doch wohl einen Übergang von Chrysymenia zu Chylocladia.

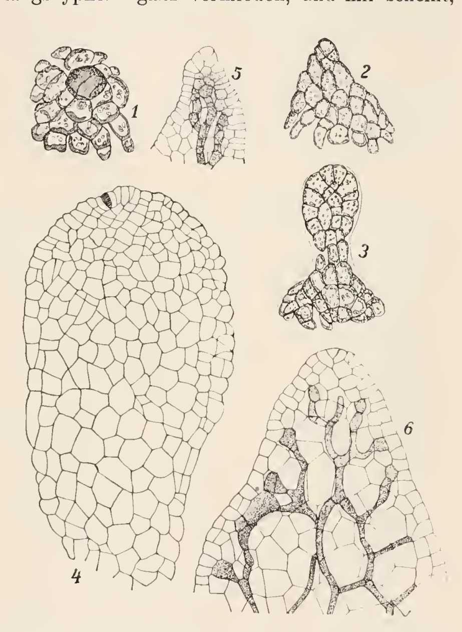


Fig. 501. *Rhodophyllis bifida* n. Killian. *1—3* Keimling. *4—6* Entwicklung des Blättchens. *5* u. *6* Opt. Längsschnitte.

Rhodophyllis.

Rhodophyllis bildet breite, geweihartige, nicht sehr dicke Thalluslappen. Trotz dieser äußeren starken Abweichung von Chylocladia sind die Jugendformen einander sehr ähnlich. Auch bei Rhizophyllis bilden sie ein Haftorgan mit den vier charakteristischen Zellen in der Mitte; von diesen aber wächst in unserem Fall nur eine (in der Fig. 501, *1* schraffiert) weiter zu einem kurzen aufrechten Sproß mit zweischneidiger Scheitelzelle (Fig. 501, *2*, *3*). Anfangs schmal, verbreitert sich dieser zu einem Blätt-

chen, das einstweilen seine Scheitelzelle beibehält. Später, wenn die Verbreiterung des Thallus immer weiter geht, tritt die Scheitelzelle zurück, und wir erhalten ein ausgedehntes Randmeristem, welches Nägeli, später Killian beschrieben haben. Kylin freilich findet in den Spitzen der wachsenden Thallusteile eine größere Anzahl von Scheitelzellen, welche in bestimmten Entfernungen voneinander liegen. Sie gehen alle auf die Hauptscheitelzelle zurück, und es ist kaum ein Zweifel, daß sich Rhizophyllis aus kongenital verwachsenen Fäden aufbaue, deren Spitzen die jeweiligen Scheitelzellen sind.

An durchsichtig gemachten jungen Sprossen sieht man die in Fig. 501, *5* wiedergegebene Anordnung. Man kann zum mindesten die Anwesenheit eines Längsfadens mit seinen Seitenzweigen erraten; späterhin werden diese Fäden auseinandergezerrt und bilden (Fig. 501, *6*) ein weitmaschiges Netzwerk. Dieses wird nach Kylin durch Hyphen verstärkt, welche aus den zentralen Fäden hervorgehen und ihre Spitze mit den primären mittleren Zellen an beliebiger Stelle verketten. Letzteres geschieht durch sekundäre Tüpfel, ähnlich wie bei den Rhodomeleen (s. unten).

Rhabdonia.

Aus den bisherigen Angaben geht nicht hervor, wie die Scheitelzelle in den Zentralfaden übergehe. Connolly legt das für Rhabdonia klar. Die jungen Sprosse haben eine dreiseitige Scheitelzelle, welche in üblicher Weise 3 Segmentreihen abgliedert. Jedes Segment schneidet dann innen, dort, wo es mit den anderen zusammenstößt, eine kleine dreiseitige Zelle ab (Fig. 502, *2*). Das ist die Anlage des Zentralfadens. Die von diesem nach auswärts gekehrte Zelle teilt sich in dem Maße, als der junge Sproß in die Dicke wächst und etwas später kann man auf den Längsschnitten (Fig. 502, *1*) nicht bloß den Zentralfaden, sondern auch die von diesem ausgehenden Zellgruppen erkennen (ähnlich wie bei Rhizophyllis), die nunmehr deutlich Fadenbüschel darstellen. Ältere Sprosse vermehren die peripheren (Rinden-) Zellen gewaltig, schwellen gleichzeitig riesig auf und stellen nun schleimerfüllte Glieder dar. In diesen bleiben aber der Zentralfaden und die von ihm gegen die Rinde ausstrahlenden Fäden immer kenntlich. Rhabdonia verticillata wird auf diese Weise der Chylocladia usw. sehr ähnlich. Das gilt noch mehr für Rhabdonia globifera. Diese wächst nicht mit einer Scheitelzelle, sondern folgt dem Springbrunnentypus (Conolly). Gehören tatsächlich beide Arten in die gleiche Gattung, so wären in dieser die beiden Wachstumstypen vereinigt, was allerdings nach dem früher Gesagten nicht mehr überrascht.

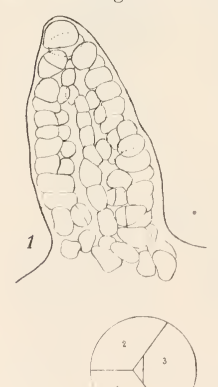


Fig. 502. *Rhabdonia verticillata* n. Conolly. *1* Opt. Längsschnitt eines ganzen Sprosses. *2* Schema eines Querschnittes durch d. Spitze.

Cystoclonium und Gracilaria.

Die Jugendstadien von Cystoclonium (Kylin) und Gracilaria (Killian) sind nicht wesentlich von denen der Rhodophyllis verschieden, auch bei ihnen entsteht ein aufrechter Sproß mit einer Scheitelzelle. Diese bleibt auch bei älteren Sprossen erhalten. Für Cystoclonium beschreibt sie Kylin im Gegensatz zu Henckel als zweischneidig. Sie gliedert abwechselnd nach

rechts und nach links durch schräge Wände Segmente ab; aus diesen wird ein mittleres Stück abgetrennt, — der zukünftige Zentralfaden — und Seitenzellen, aus welchen dicht gedrängte Zweigbüschel entspringen. Damit ist wieder die übliche Fadenstruktur gegeben.

Bei Cystoclonium lockert sich der Zentralkörper und wird von Hyphen durchsetzt, bei Gracilaria schließen auch in erwachsenen Sprossen die Zellen so fest und unregelmäßig zusammen, daß eine Zurückführung auf die Fadenstruktur sehr schwer wird. (Killian, Thuret).

Hieher gehören natürlich noch manche andere Formen, die z. B. von Johnson, Osterhout, Gibson beschrieben sind. Eine einheitliche Bearbeitung fehlt; nur soviel ist ersichtlich, daß auch hier im selben Verwandtschaftskreise Formen mit einer Scheitelzelle vorkommen neben anderen, die nach den Springbrunnentypen gebaut sind.

Plocamium.

Hier findet auch wohl am besten das überall häufige Plocamium seinen Platz. Eine Rhodymeniacee, hat es im Bau mancherlei Ähnlichkeit mit den Delesserien; ebenso wie Rhodophyllis an die später zu besprechenden Nitophyllen erinnert.

Plocamium coccineum bildet abgeflacht buschige Sproßsysteme (Fig. 503, *1*), welche sich meist von kriechenden Achsen erheben. Ob letztere primäre oder sekundäre Organe darstellen, übersehe ich nicht.

Die alle in einer Ebene verzweigten, abgeflachten Sprosse von Plocamium coccineum bilden scheinbar eine Hauptachse, welche abwechselnd auf jeder Kante etwa drei Sprosse übereinander trägt, derer oberster am kräftigsten entwickelt ist (Fig. 503, *2*). Tatsächlich liegen aber, wie Nägeli zeigte, Sympodien vor. Der Gang der Ereignisse dürfte aus Fig. 503, *2* direkt ersichtlich sein, in welcher die zusammengehörigen Sproßsysteme durch den gleichen Ton bezeichnet sind. Der mit *2—2—2* bezeichnete Trieb hat sukzessive die Seitensprosse *3''*, *3'* und *3* erzeugt; *3* aber hat die Spitze von *2*, die sich nicht weiter entwickelte, zur Seite geschoben und sich selbst in die Verlängerung gesetzt, er liefert seinerseits *4''*, *4'* und *4*. Letzterer beseitigt wieder die Spitze von *3* usw.

Die Sprosse von Plocamium besitzen n. Nägeli und Kylin Scheitelzellen (Fig. 503, *3*), welche sich durch Querwände teilen. — Die von Nägeli erwähnten abweichenden Scheitelzellen an Kurztrieben fand Kylin nicht. Die Segmente zerfallen wie bei Delesseria u. a. (S. 299) durch Wände senkrecht zur Fläche in eine mittlere und zwei seitliche (Rand-) Zellen (Fig. 503, *3*), Dann werden sie weiter aufgeteilt und es entstehen von der mittleren (axilen) Zelle ausgehende Reihen, wie das Fig. 503, *3* entzieht. Auf dem Querschnitt ergibt sich dann ein Bild wie Fig. 503, *4*. Nach Gruber (Mskr.) und Kylin wird die mittlere Zelle (*m* Fig. 503, *4*) durch 2 Wände parallel zur Oberfläche zerlegt und so resultiert eine zentrale Achse umgeben von mindestens 4 Perizentralen (Fig. 503, *5*). An letztere stoßen die Randzellen, auch Flächenzellen genannt, (*f* Fig. 503, *5*). Mit Ausnahme der zentralen Zelle zerfallen alle übrigen weiter, und zwar werden durch ungleiche perikline Teilungen kleinere Zellen an der größeren abgeschnitten (Fig. 503, *8*), und es bedeckt jetzt eine kleinzellige, assimilierende Rinde die Innenzellen. Einzelheiten bei Kylin.

Sekundäres Dickenwachstum.

Eine Anzahl der oben besprochenen Florideen zeigt ein sekundäres Dickenwachstum, das in einiger Beziehung an dasjenige der Laminarien,

Fucaceen usw. erinnert. Jönsson, der die Dinge besonders studierte, nennt Ahnfeltia, Gigartina-Arten, Chrysymenia uvaria, Phyllophora-Arten, Melanthalia, Gracilaria (n. Thuret), Cryptonemia (n. Berthold) usw. Alle diese Formen haben, wie schon oben erwähnt, einen relativ groß- und derbzelligen Zentralkörper und eine kleinzellige Rinde. Die äußersten Zellen der letz-

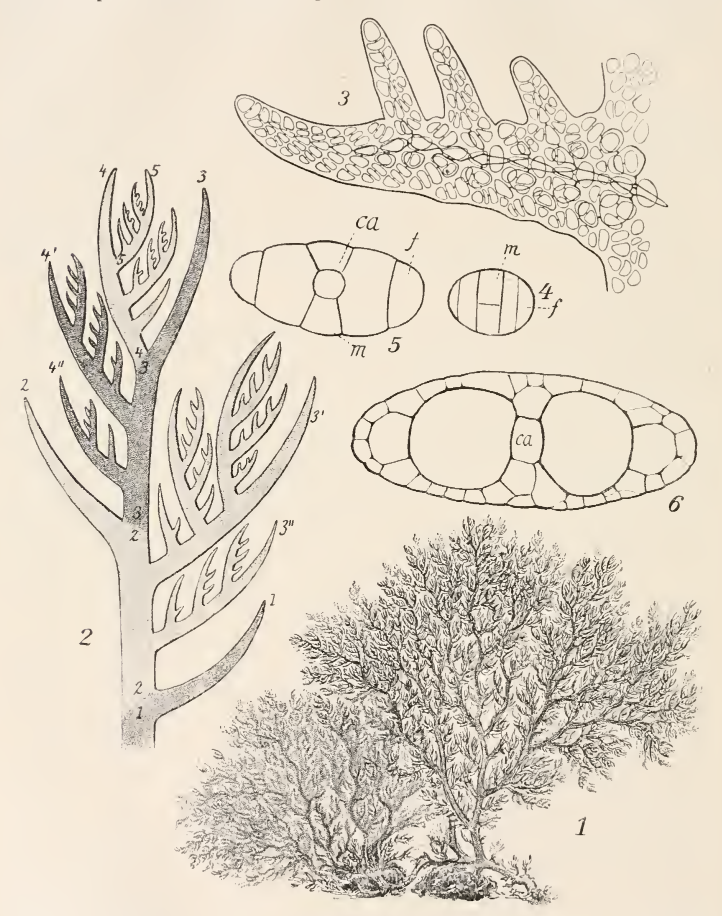


Fig. 503. *Plocamium coccineum*. *1* Habitusbild (doppelte Größe). Orig. *2* Zweigspitze n. Nägeli. *3* Seitensproß n. Kylin. *4*, *5*, *6* Querschnitte durch verschieden alte Teile eines Sprosses. Orig.-Präg. Gruber. *ca* zentrale Achse. *m* Mittelzellen. *f* Flächenzellen. Zahlen s. im Text.

teren vermehren sich durch tangentiale Teilungen oft ganz erheblich, und so entsteht eine dicke sekundäre Rinde, welche meist ziemlich stark gefärbt ist. Die Rinde weist Schichtungen auf (Fig. 504), welche vielfach, aber durchaus nicht immer konzentrisch geordnet sind. Die Schich-

tungen kommen dadurch zustande, daß in gewissen Zonen die sekundären Rindenzellen englumiger, dickwandiger und dazu etwas abweichend gefärbt sind. Jönsson glaubt, daß die Schichtung zu den Wachstumsperioden der Pflanzen in Beziehung steht, ist aber in Zweifel, ob diese Perioden auch Jahresperioden sind.

Darbishire hat darauf hingewiesen, daß die Verdickungen, speziell bei Phyllophora, nicht gleichmäßig um die ganzen Sprosse angelegt werden; sie entstehen in Form von länglichen, schildförmigen, isolierten Buckeln oder Erhebungen. Als solche treten sie auf am Übergange vom Stiel zu den breiteren Thallusteilen, an den Ansatzstellen der Äste (Fig. 504) usw.,

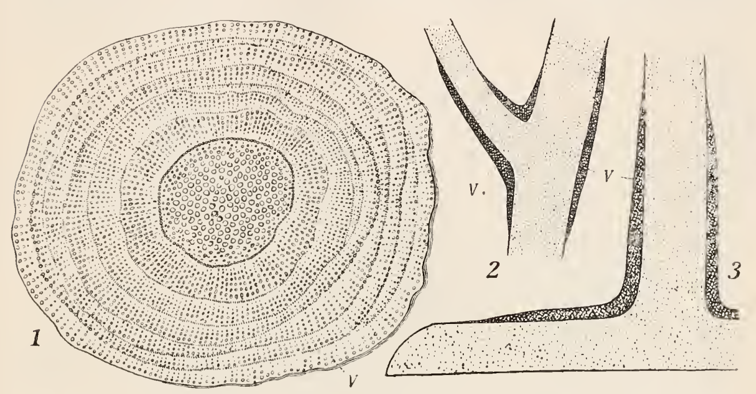


Fig. 504 n. Jönsson u. Darbishire. *1* Querschnitt des Sprosses von *Ahnfeltia plicata.* *2* Längsschnitt eines Haupt- und Seitensprosses von *Phyllophora Brodiaei.* *3* Längsschnitt durch die Sproßbasis von ders. *v* Verdickungsschichten.

ja bei Phyllophora rubens u. a. imitieren sie eine Mittelrippe. Später freilich scheinen mir nach Jönssons Angaben diese isolierten Schilde durch neue Schichten verbunden resp. überdeckt zu werden.

Darbishire hält die Schichten auf Grund ihres ersten Auftretens für Festigungselemente. Auch Jönsson faßt sie teilweise als solche auf. Dasselbe behauptet Connolly, der das Dickenwachstum von Erythroclonium beschrieb und die Entstehung der neuen Schichten aus der Rinde ebenfalls dartat.

Anhang.

Thorea.

Die Gattung Thorea kommt in schnell fließenden Bächen und Flüssen über Europa, Amerika, die ostindischen Inseln usw. an vereinzelten und zerstreuten Standorten vor.

Die systematische Stellung der Alge, die besonders Schmitz, Schmidle, Moebius sowie Hedgcock und Hunter bearbeitet haben, ist viel umstritten. Schmitz gab sich fast zuviel Mühe, sie aus den Florideen herauszudisputieren. Trotzdem glaube ich, sie unter diesen erwähnen zu sollen, weil der Aufbau am meisten an Nemalieen erinnert. Zudem hat Schmidle wenigstens Andeutungen von Karpogonen gesehen. Völlig klar allerdings ist die sexuelle Fortpflanzung nicht, und solange dies der Fall, bleibt die Stellung der Thorea zweifelhaft.

Die typische Art Thorea ramosissima hat dünne ($1-1^1/_2$ mm dicke), reich verzweigte und bisweilen 1 m lange, gewöhnlich aber kürzere Sprosse, welche durch ihren weit abstehenden Pelz farbiger Haare auffallen.

Wie bei Nemalion u. a. kann man einen fast farblosen Zentralkörper und eine farbige Rinde unterscheiden. Letztere wird gebildet durch pallissadenartig gestellte Assimilationsfäden, welche büschelig von einer „Basalzelle" ausstrahlen. Der größere Teil bleibt kurz, der kleinere aber wächst zu den langen, bereits erwähnten „Haaren" heran (Fig. 505). Der Zentralkörper zeigt peripherisch, an die Rinde angrenzend, vorzugsweise längsverlaufende Fäden, im Zentrum dagegen mehr querverlaufende, welche ein oft wirr verschlungenes „Mark" bilden (Fig. 505). Die ganzen Fadenmassen werden durch Gallerte von verschiedener Konsistenz zusammengehalten, nur die langen Assimilatoren treten über den Schleim hinaus.

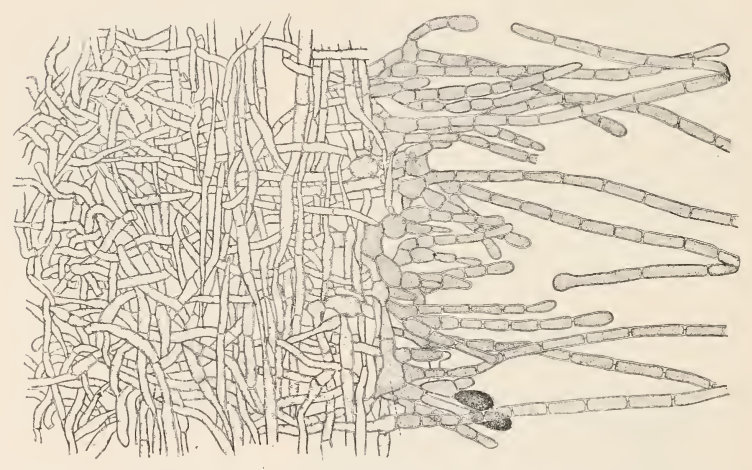


Fig. 505. *Thorea ramosissima*; Stück aus dem Längsschnitt des Sprosses n. Hedgcock u. Hunter.

An der Spitze der Sprosse endigen auch die Längsfäden in Zweigbüscheln, welche dort oben besonders dicht zusammenschließen, und wenn auch ein interkalares Wachstum statthat, so spielt sich doch hier das wesentliche Längenwachstum ab.

Soweit stimmen die verschiedenen Forscher, welche die Thorea untersuchten, überein; Differenzen bestehen aber insofern, als Moebius den Längsfäden ein dauerndes Wachstum an der Spitze, verbunden mit seitlicher Abgliederung der assimilierenden Büschel, zuschreibt, während Schmitz ein sympodiales Wachstum gefunden zu haben glaubt.

Die kurzen Assimilatoren schwellen später zum großen Teil an ihrer Spitze auf; ihre Endzelle wird birnförmig-kugelig, häuft Reservesubstanz an und entläßt dann ihren Inhalt als kugelige, nackte Monospore durch einen Riß.

Aus den Monosporen geht ein Basallager hervor, das dann die Langtriebe ungefähr nach dem Muster des Platoma entwickelt (s. Schmidle).

3. Ceramiales.

a) Ceramiaceae.

Die einfachsten Ceramiaceen sind vielfach einfacher gestaltet als die oben behandelten Helminthocladien, Dudresnayen usw.

Callithamnieae.

Callithamnion (Fig. 506, *1*) gleicht im Habitus einer Cladophora, doch sind die meisten Arten weit zarter, ja gelegentlich erscheinen sie fast durchsichtig. NÄGELI, der diese Pflänzchen schon früh studierte, zeigte,

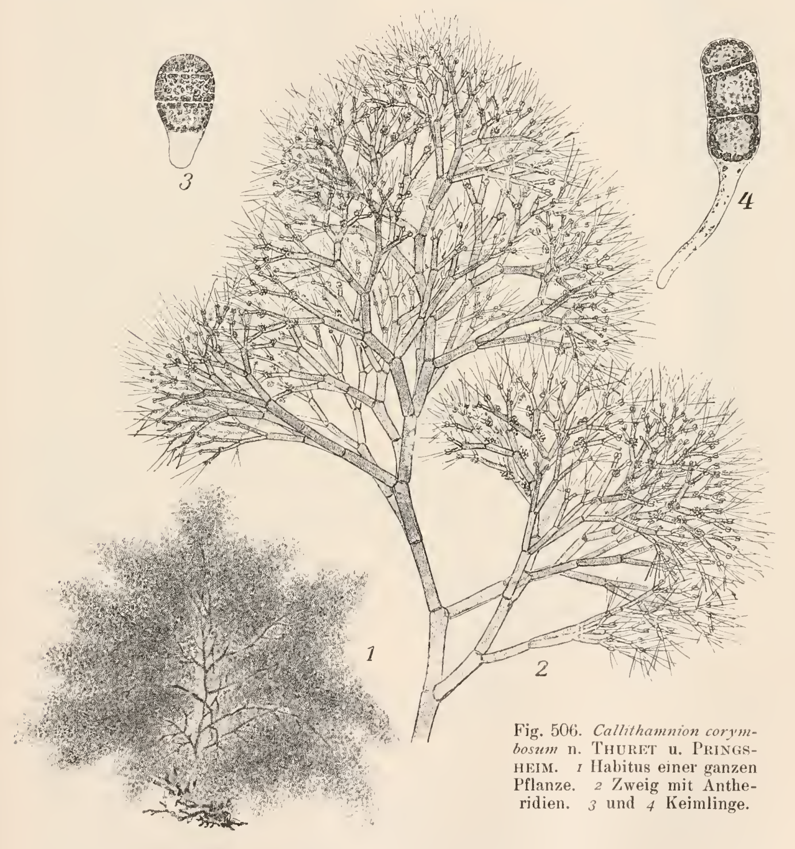


Fig. 506. *Callithamnion corymbosum* n. THURET u. PRINGSHEIM. *1* Habitus einer ganzen Pflanze. *2* Zweig mit Antheridien. *3* und *4* Keimlinge.

daß die monosiphonen, reich verzweigten Callithamnien mit einer an sich unscheinbaren Scheitelzelle wachsen. Die von ersterer abgegliederten Segmente erfahren zwar Streckung, aber keine Querteilung. Wie bei Cladophora entwickeln sich die Äste — und zwar je einer aus einem Segment

— durch seitliches Auswachsen unmittelbar unter einer Querwand. Dieser Verzweigungsmodus wiederholt sich auch an den Seitensprossen, und so resultieren reich verzweigte Systeme (Fig. 506, *2*), deren letzte Endigungen häufig in ein langes hyalines Haar ausgehen. Die Anordnung der Zweige an den Mutterachsen ist oft eine zerstreute; Rosenvinge und Kylin geben an, daß es sich meistens um eine Spiralstellung handle, indes ist die Anordnung kaum jemals so regelmäßig wie bei den höheren Pflanzen; wichen doch bei Callithamnion corymbosum 12% und bei Call. furcellariae gar 24% der untersuchten Exemplare von der Regel ab; d. h. sie ließen keine Spiralstellung erkennen. Bei der nämlichen Art ist die Spirale bald rechts-, bald linksgewunden usw. Jene und auch verwandte Spezies sind in ihrem Gesamtaufbau sympodial, wie Nägeli schildert, andere Arten dagegen sind normalerweise monopodial.

Aus der Basis der größeren Zweige entspringen bei nicht wenigen Arten Hyphen und wachsen an den Hauptsprossen dicht gedrängt abwärts. So resultiert eine oft schwammige Rinde, welche bei anderen Formen später noch eingehender besprochen werden soll.

Die Spermothamnien sind ziemlich unscheinbare, meist auf dem Substrat kriechende und unregelmäßig verzweigte Ceramiaceen. Im Gegensatz dazu sind die Plumarien (Fig. 507) äußerst regelmäßig aufgebaut, sie zeichnen sich, wie z. B. Pl. Shousboei Schm. (Callithamnion elegans Shousb.) durch äußerst zierliche Fiederung der dichotom verzweigten Hauptäste aus. Eine Berindung irgend welcher Art ist hier nicht vorhanden. Aber schon bei der nahe verwandten Plumaria Harveyi Schmitz (Euptilota H. Cramer, Fig. 508, *1*) macht sich ein solcher Prozeß bemerkbar. Die Art ist überhaupt komplizierter gebaut.

Fig. 507. *Plumaria Shousboei* Schm. (*Callithamnion elegans* Shousb.) n. Bornet.

An der Spitze der zentralen Achse, die natürlich mit Scheitelzelle wächst, entwickelt sich nach Cramer zunächst aus jeder Gliederzelle je ein Seitensproß. Diese primären Kurztriebe stehen zweizeilig alternierend (ktr^1 Fig. 508, *1*), später aber bildet sich an jeder Achsenzelle ein zweiter Ast (ktr^2), dem ersten gegenüber, der ebenfalls einen Kurztrieb darstellt. So entsteht eine ziemlich regelmäßige Fiederung, doch bleiben meistens die sekundären Zweige hinter den primären an Größe zurück. Die primären

Seitenorgane werden vereinzelt zu Langtrieben (*ltr* Fig. 508, *1*); ein sekundäres bildet sich nie in dieser Weise aus.

Hier wie bei manchen der später zu behandelnden Formen ist die konvexe Außenseite der Langtriebe bezüglich der Zweigbildung gefördert.

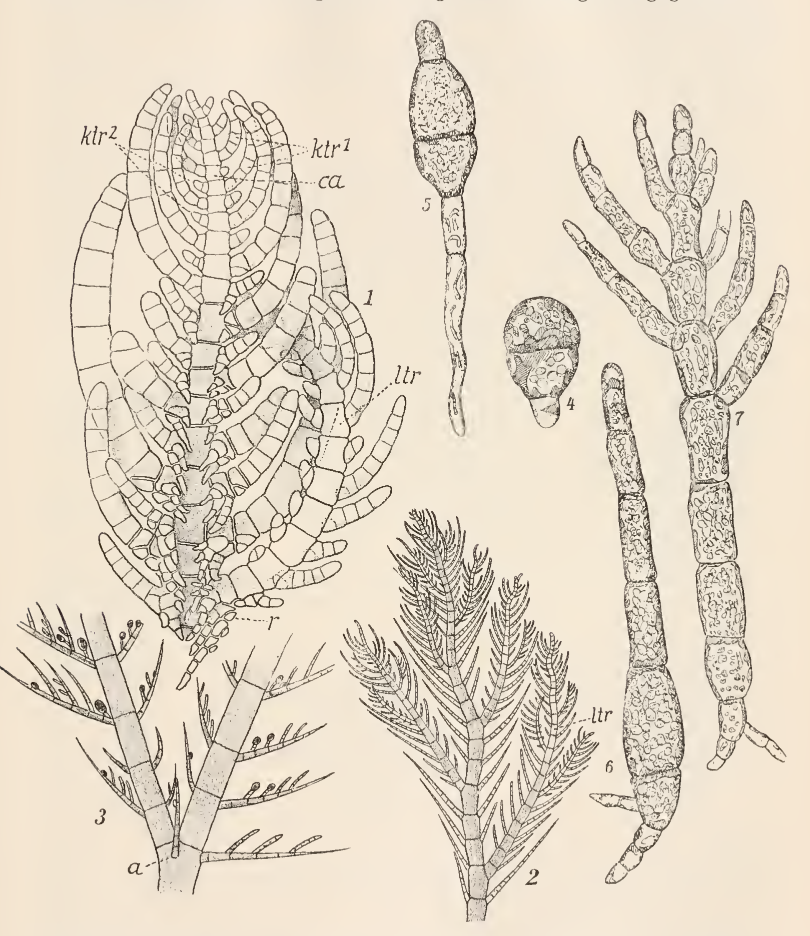


Fig. 508 n. CRAMER, NÄGELI, KÜTZING u. KILLIAN. *1 Plumaria Harveyi*, Schmitz. *2 Antithamnion floccosum*. *3 Antithamnion plumula*. *4—7* Keimlinge von *Antithamnion plumula*. *ca* Zentralachse, *ktr*[1], *ktr*[2] Kurztriebe, *ltr* Langtriebe, *r* Rindenfäden.

Die Kurztriebe, speziell deren letzte Auszweigungen pflegen unberindet zu sein, die Langtriebe dagegen werden umhüllt, indem aus der Basis ihrer Seitensprosse durch etwas schräg gestellte Wände Zellen abgeschnitten werden, welche zu kurzen, mehrfach verzweigten Zellfäden auswachsen

(Fig. 508, *1 r*). Diese schließen rings um die axile Zellreihe der Langtriebe zu einer Rinde zusammen und verdicken diese noch durch tangentiale Teilungen.

In der Hauptsache denselben Aufbau hat die äußerst regelmäßige und zierliche Ballia (s. ARCHER). Beide Formen erinnern unverkennbar an Desmarestia.

Von den Plumarien aus sind auch diejenigen Ptiloten verständlich, welche CRAMER als Pterota zusammenfaßte. Alle Einzelheiten des Aufbaues hat CRAMER mit großer Sorgfalt beschrieben, ich muß auf seine Ausführungen verweisen.

Andere Arten werden leichter verständlich, wenn wir erst einmal einige andere Formen betrachten. Die von NÄGELI als Pterothamnion bezeichneten Antithamnion-Arten sind wie Plumaria in einer Ebene verzweigt. Ähnlich wie diese entwickelt auch Pterothamnion die beiden opponierten Seitensprosse nicht gleichzeitig, sondern sukzedan. Später freilich stellen die beiden Äste eines Paares vielfach völlig gleich gestaltete Kurztriebe dar (Fig. 508, *2*). In bestimmten Abständen aber tritt in einem der zweigliederigen Wirtel an Stelle eines Kurztriebes ein Langtrieb und zwar so, daß die Langtriebe auf den beiden Flanken der Hauptstämme und Äste regelmäßig alternieren (Fig. 508, *2*). Unter diesen Umständen kann man mit NÄGELI diejenigen Gliederzellen, welche Langtriebe produzieren, Knoten, die zwischenliegenden Internodien nennen. Aus den Knotenzellen, gelegentlich auch aus Internodialzellen, entspringen speziell bei Antith. Plumula noch kurze, wenigzellige Zweiglein senkrecht zur Verzweigungsebene der Hauptsprosse (*a* in Fig. 508, *3*).

Bei allen sog. Pterothamnien herrscht die Neigung der Langtriebe, die Mutterachse zu überflügeln, deshalb erhalten die Sproßsysteme häufig einen dichotomen Habitus.

Die Hauptsprosse anderer Antithamnien (z. B. A. cruciatum) sind nicht mehr in einer Ebene verzweigt. Die an einer Gliederzelle entspringenden Zweigpaare — Kurz- oder Langtriebe — sind mit den nächst unteren oder oberen gekreuzt. Dadurch nähert sich die erwähnte Art den batrachospermoiden Formen um so mehr, als nach NÄGELI neben zweigliederigen auch vierzählige Wirtel entstehen können, welche sukzedan gebildet werden. Der erste Wirtelast kann zum Langtrieb auswachsen.

Das sind die üblichen Formen von Antithamnion; über Abweichungen, welche äußere Faktoren an ihnen oft in ganz erheblicher Weise hervorrufen, berichten wir auf Grund BERTHOLD'scher Befunde in einem späteren Abschnitte.

Hier mag noch bemerkt sein, daß Antithamnion wie auch viele der vorerwähnten Arten kriechende Achsen besitzt, von welchen sich erst die Sprosse erheben, welche wir beschrieben haben (vgl. Fig. 507).

Die Befunde an den Wirtelästen von Antithamnion cruciatum, sowie die kurzen Sprößchen (*a* Fig. 508, *3*), welche bei Ant. Plumula zur Verzweigungsebene gekreuzt stehen, leiten nun hinüber zu den berindeten Formen vom Typus der Plumaria elegans, welche NÄGELI und namentlich CRAMER sehr ausführlich zum Teil unter dem Namen Ptilota plumosa (s. KYLIN), beschrieben haben.

Plumaria elegans (Fig. 509, *1*) bildet Sproßsysteme wie Plumaria Harveyi; die opponierten Äste, welche ungleichartig entwickelt sind, kehren hier wieder (Fig. 509, *2*), und ebenso wie dort sorgen die basalen Zellen der Kurz- und Langtriebe für Berindung (*r* Fig. 509, *2, 3*). Diese wird aber noch auf andere Weise verstärkt. An jeder Gliederzelle, welche

opponierte Seitensprosse trägt, entwickeln sich senkrecht zur Verzweigungsebene (in der Figur nach vorn und hinten) kurze Vorstülpungen, welche durch eine Längswand als Zelle abgeschnitten werden (r^1 Fig. 509, *2*, *3*). Die neuen Gebilde entsprechen genau den kurzen Zweiglein, auf welche wir schon bei Antithamnion Plumula aufmerksam machten (*a* Fig. 508, *3*); sie wachsen aber nicht zu langen Zweigen aus, sondern bleiben kurz und scheiden erst gegen die Basis, dann gegen die Spitze des Astes zu durch schräge Wände vier um ein Zentrum gelagerte Zellen ab (r^1 Fig. 509, *2*). Von diesen gehen nach allen Richtungen (Fig. 509, *3*) kurze Zellfäden aus und schließen mit den oben genannten Fädchen, welche aus den Basalzellen der Äste entspringen, zu einer dichten Rinde zusammen. Letztere wächst noch weiter durch tangentiale Teilungen der beteiligten Zellen und wird so zu einer dicken, mehrzelligen Lage, welche die Langtriebe umschließt (Fig. 509, *4*). Die äußersten Spitzen derselben sowie die Kurztriebe pflegen der Berindung zu entbehren. Es ist ziemlich deutlich, daß die eben besprochene Form von solchen mit viergliederigen, vollentwickelten Astwirteln abzuleiten ist. Ein Zweigpaar an jedem Knoten ist normal geblieben, das andere, mit ihm gekreuzte aber ist reduziert und funktioniert nur noch als Rindenbildner.

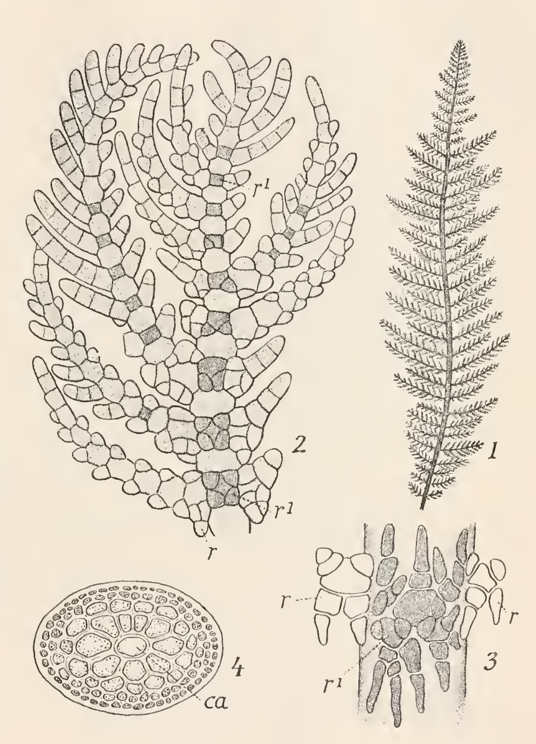


Fig. 509. *Plumaria elegans* n. CRAMER u. KÜTZING. *1* Habitusbild. *2* Sproßspitze. *3* Stück eines Sprosses mit Berindungszellen. *4* Querschnitt eines Sprosses. *ca* Zentralachse, *r*, r^1 Rindenzellen verschiedener Abstammung.

Aus dem, was hier und weiter oben berichtet wurde, dürften auch andere Formen wie Euptilota, Rhodocallis u. a. verständlich sein, prinzipiell neues bieten sie nicht und können deshalb übergangen werden. Nur mag noch ausdrücklich betont sein, daß alle hier behandelten und hierher gehörigen Formen mit einer Scheitelzelle wachsen. Meistens steht die Wand, welche ein Segment abgliedert, senkrecht zur Längsachse des sie tragenden Sprosses, doch kommen nicht wenige Fälle z. B. bei Rhodocallis Kütz. vor,

in welchen die fraglichen Wände in der Verzweigungsebene abwechselnd gegen die Kante des Thallus geneigt sind. Die entstehenden schiefen Segmente produzieren dann den ersten Ast immer aus der längeren Seitenwand.

In ihrem vegetativen Aufbau stehen den Ptilota-Arten auch die meisten Bonnemaisoniaceen sehr nahe, unter denen Bonnemaisonia asparagoides von Cramer mit der an ihm gewohnten Gründlichkeit untersucht worden ist (s. auch Kylin).

Die Sprosse der verschiedenen Vertreter pflegen in einer Ebene verzweigt, gerundet oder meist abgeflacht zu sein. Bei Bonn. asparagoides finden sich Langtriebe, welche mit zahlreichen Kurztrieben zweizeilig besetzt sind. Bei anderen Formen (Delisea usw.) liegen die Dinge ähnlich. Die Langtriebe endigen mit einer Scheitelzelle, welche durch alternierend schräg gestellte Wände Segmente abgliedert. So entstehen zylindrische Zellen, welche an einer Seite viel dicker ausfallen als an der entgegengesetzten. Der dicke Teil des Segmentes wird durch eine Längswand abgegliedert und die thallusauswärts gekehrte Zelle entwickelt einen Primansproß (Cramer). Später wird der dünne Teil des Segmentes durch eine Längswand abgetrennt und so bildet sich ein Sekundansproß. Priman- und Sekundansprosse stehen sonach jeweils zweizeilig alternierend. Die Primanäste werden nach Cramer stets zu Kurztrieben, die Sekundanäste aber zu Langtrieben oder zu Kurztrieben, die dann zum Teil fertil sind.

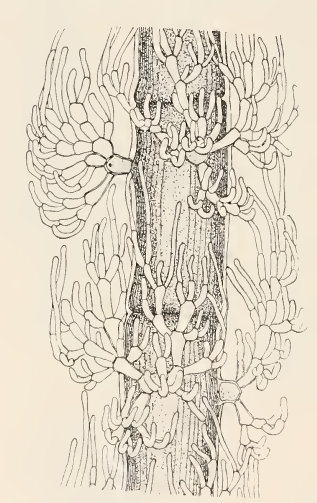


Fig. 510. *Crouania attenuata* n. Börgesen. Stück eines Sprosses.

Bei Bonnemaisonia findet eine Berindung der primären Achsen statt, die ganz an Ptilota-Arten, besonders an Euptilota, erinnert. Bezüglich der zu diesem Zweck eingeleiteten Teilungen verweise ich auf Cramer. Die ganze Berindung entspricht gestauchten Wirtelästen. Das gibt sich nicht bloß in den Teilungsfolgen, sondern auch in der Lage der primären Tüpfel zu erkennen.

Asparagopsis ist ähnlich, nur haben wir eine decussierte Stellung der Äste (Connolly).

Im Verwandtschaftskreise der Ceramiaceen gibt es nicht übermäßig viele Formen mit wirteliger Zweigstellung. Crouania kann als Typus dafür gelten und Fig. 510 sagt fast alles über diesen Fall. Eine axile Reihe, aus großen zylindrischen Zellen aufgebaut, trägt am Oberende jeder Gliederzelle einen viergliederigen Wirtel verzweigter Äste, von der Basalzelle der letzteren gehen Berindungsfäden aus, welche die Gliederzellen der Hauptachse teilweise einhüllen. Das erinnert weitgehend an Nemalionales und Nemastomaceen. Bei Gattya, Chalicostroma (Weber van Bosse) u. a. geht die Ähnlichkeit mit diesem so weit, daß die Wirteläste mit ihren äußersten Verzweigungen zu einer ziemlich festen Rinde zusammenschließen. (Vgl. Gloeosiphonia Fig. 465, S. 244).

Alle bislang erwähnten Formen keimen ganz ähnlich. Die Tetra- oder Karpospore zerfällt durch eine dem Substrat parallele Wand in zwei Zellen, deren untere das Rhizoid, deren obere den zukünftigen Sproß bildet (Fig. 508, *4, 5*). Das Rhizoid verlängert und verzweigt sich zwecks Anheftung an der Unterlage. Die Sproßzelle ist meist stark aufgeschwollen, sie zerfällt durch

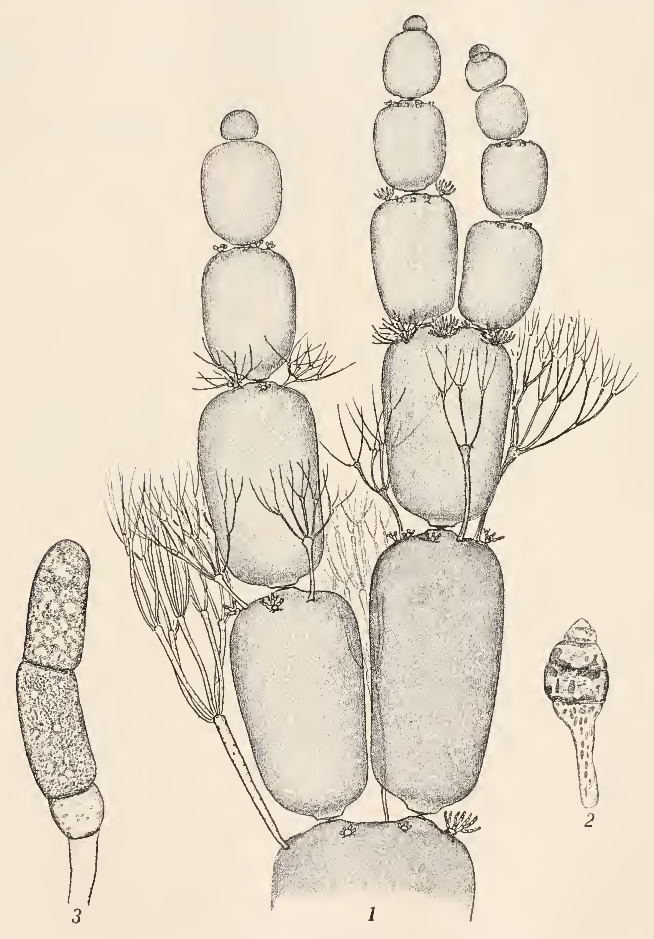


Fig. 511. *1 Griffithia spec.* Orig. Habitusbild. *2* u. *3* Keimlinge n. Killian.

einige Querwände und dann beginnt die für jede Gattung charakteristische Verzweigung. So entstehen dann bei Antithamnion sehr bald (Fig. 508, *7*) die opponierten Astpaare. Selbst die Keimlinge von Crouania sind zunächst bilateral wie die von Antithamnion. Wirteläste entstehen erst nach Ent-

faltung einiger Astpaare. Ob man daraus schließen müsse, daß die Crouanien von den Antithamnien abzuleiten seien, lasse ich dahingestellt.

Die Crouanien vermitteln jedenfalls das Verständnis anderer Gattungen.

Zunächst Griffithia. Die Vertreter dieser Gattung stellen derbe borstige Sprosse dar (Fig. 511). Die Zweigsysteme haben im Alter Gabelhabitus, wenn auch vielfach ursprünglich seitliche Verzweigung vorliegen mag. Sie bestehen aus ungemein großen, mit bloßem Auge häufig sichtbaren Zellen, welche in Reihen vor einander liegen. Die äußerlich sichtbare Gliederung kommt durch tonnenförmiges Aufgeblasensein der Gliederzellen zustande.

Vielfach ist eine Ähnlichkeit mit derben Cladophoren unverkennbar und diesen sind sie auch insofern analog, als die Zellen außerordentlich viele Kerne haben.

Die jüngeren Zellen der Achse führen an ihrem Oberende Wirtel von Büscheleästen (Fig. 511, *1*), welche ungleichmäßig entwickelt, meist rasch wieder abfallen. Auch die Fortpflanzungsorgane stehen an so gestellten Zweiglein. Danach kann man unsere Gattung sehr wohl von Crouania oder von Batrachospermum-ähnlichen Formen herleiten unter der Annahme, daß der Zentralfaden gewaltig entwickelt, die Wirtel reduziert seien. Das mag man auch aus den Keimlingen (Fig. 511, *2*, *3*) schließen; sie haben anfänglich ganz den Wuchs der Callithamnien usw., lassen aber dann ihre Zellen rasch in die Breite gehen (Killian, Kylin).

Auch bei anderen Vertretern unserer Familie, wie Ballia usw. tritt die Neigung, die Zellen der Hauptachsen zu vergrößern deutlich hervor, allein nirgends ist die ganze Ernährungstätigkeit so sehr auf diese konzentriert und nirgends sind die Wirtel so hinfällig geworden wie bei Griffithia, und so sehe ich in ihr biologisch ein Seitenstück zu den Siphonocladiaceen, für welche ja auch in mancher Beziehung das Gleiche gilt.

Ceramieae.

Die Ceramien sind buschförmige Algen von mittlerer Größe (Fig. 512, *1*). Die borstenförmigen, gabelig verzweigten Äste fühlen sich meistens etwas rauh an und fallen leicht durch die zangenartige Einkrümmung der jüngsten Zweigpaare auf. Schon bei schwacher Vergrößerung erkennt man an den zarteren Formen (Fig. 512, *2*, *3*) den fast farblosen Achsenfaden, geringelt durch intensiv rot gefärbte kleinzellige Querbinden. Größere Arten lassen die Bänder zu einer kontinuierlichen Rindenschicht verschmelzen, durch welche die farblose axile Reihe kaum noch hindurchschimmert.

Die Sprosse wachsen mit einer Scheitelzelle, welche Scheibensegmente abgliedert (Fig. 512, *4* links). Die Verzweigung beginnt mit der Bildung einer gegen die Längsachse geneigten Wand, ihr folgt eine zweite schräg gestellte (Fig. 512, *4* rechts, *9*), welche entgegengesetzt geneigt ist, und alsbald wachsen auch die durch diese Wände abgeschnittenen Zellen zu neuen Sprossen aus, welche durch die Zelle *kn* (Knotenzelle nennt sie Cramer) gestützt werden. — Das ist der Verzweigungsmodus, den wir auch schon bei Nemalien, Cryptonemien, Cladostephus usw. kennen lernten, und hier wie dort bietet sich ein weiter Spielraum für Liebhaber, zu diskutieren, ob gabelige oder seitliche Verzweigung vorliegt (s. Schussnig).

Die Keimung der Ceramium-Sporen liefert zunächst die bekannten aufrechten Pflänzchen wie in Fig. 512, *10*, *11*. Bald spitzt sich die oberste Zelle etwas zu und arbeitet nun als Scheitelzelle indem sie flache Segmente abgliedert. In diesen treten dann uhrglasförmige, schräg auswärts gerichtete Wände auf (Fig. 512, *7 pr*), die dem Ganzen ein eigenartiges Ansehen ver-

leihen. Wie die Keimlinge wachsen die Langtriebe. Auch sie sondern am Oberende der Segmente durch schräge Wände die zwickelartigen Zellen

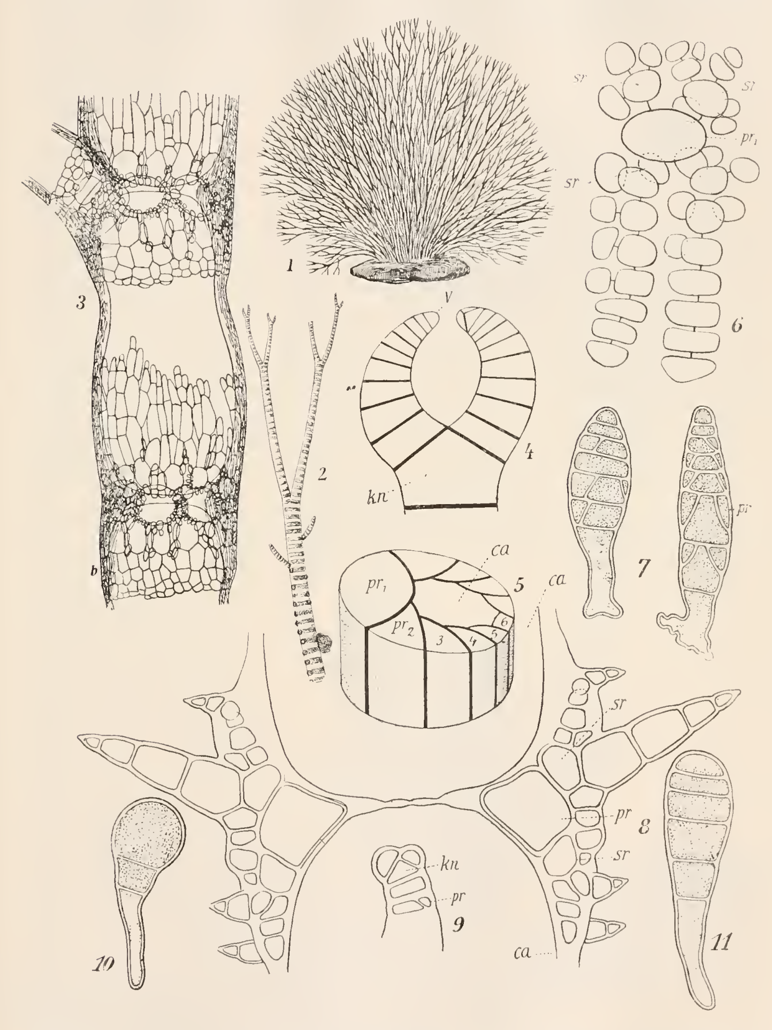


Fig. 512. *Ceramium* n. OKAMURA, PRINGSHEIM, CRAMER u. KYLIN. *1 C. clavulatum Ag*; Habitus. *2 C.* (*Gongroceras*) *Delongchampsii*; Zweig mit „Adventivästen". *3 C. Areschougii*; *4* Schema der Zweigbildung. *5* Schema für die Bildung der primären Rindenzellen. *6* Rindenzellgruppe von der Fläche gesehen. *8* Längsschnitt durch eine Querbinde usw. etwas schematisiert. *9* Scheitel eines Langtriebes. *7, 10, 11* Keimlinge. *ca* Zentralachse, *kn* Knoten, *v* Scheitelzelle, *pr* primäre, *sr* sekundäre Rindenzelle.

ab. Cramer nennt diese primäre Rindenzellen (*pr*). Sie bilden einen Kranz von etwa 10 mäßig großen Zellen (Fig. 512, *5*). Die Entwicklung derselben beginnt an derjenigen Seite einer Gliederzelle, welche vermöge der Sproßkrümmung die längere ist, und schreitet gesetzmäßig nach der entgegengesetzten vor. Fig. 512, *5* deutet das an, Cramer schildert die Vorgänge Zelle für Zelle.

Sind die primären Rindenzellen angelegt, so streckt sich die axile Gliederzelle, welche sie produzierte, meist recht erheblich, und zwar ist es wie bei Wrangelia der untere Teil derselben, welcher verlängert wird; die Rindenzellen sitzen dann kranzartig am apikalen Ende der fraglichen Zelle, welche auch an Durchmesser und Wanddicke stark zunimmt.

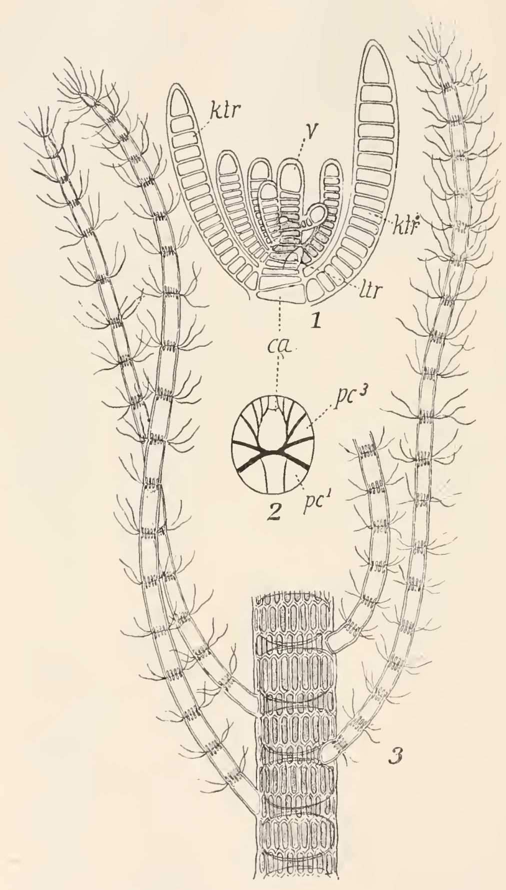


Fig. 513 n. Cramer u. Kützing. *1 Spyridia filamentosa*, Scheitel. *v* Scheitelzelle, *ltr* Langtrieb, *ktr* Kurztrieb. *2* Dies., schematischer Querschnitt. *ca* Zentralachse, *pc* primäre Rindenzellen. *3 Spyridia villosiuscula.*

Inzwischen entstehen aus jeder primären Rindenzelle wiederum durch schiefe Wände (man vergleiche auch Ptilota) vier sekundäre (*sr*) Zellen, die sich weiterhin etwa so verästeln, wie es Fig. 512, *6* von der Fläche gesehen wiedergibt. Im Längsschnitt resultieren Bilder wie in Fig. 512, *8*, aus welcher die Teilungsfolgen hinreichend ersichtlich sein dürften; aus ihr geht wiederum hervor, daß in den Gebilden, welche wir besprechen, gestauchte Wirteläste vorliegen. Die aus je einer primären Rindenzelle hervorgegangenen Komplexe schließen durch seitliche Berührung zu den oben erwähnten Binden zusammen und diese umgreifen auch (Fig. 512, *8*) die Basis der nächstoberen axilen Gliederzelle.

Wo nur relativ schmale Binden auftreten (wie in Fig. 512, *3*), wachsen die oberen und unteren Zellen der Rinde annähernd gleichmäßig, wo aber

die axilen Zellen ganz überdeckt werden, vermehren sich die basalwärts gekehrten Teile eines Rindenringes stärker (Fig. 512, *6*) und schließen so an die Elemente der nächst unteren Querbinde an. Es können aber auch die apikal gerichteten Rindenzweiglein stärker wachsen (Fig. 512, *3*).

Bei gewissen Ceramium-Arten wachsen einzelne Rindenzellen von bestimmter Lage zu wenigzelligen Stacheln (Fig. 512, *8*) aus, bei vielen Arten können sich auch zahlreiche Rindenelemente zu Haaren verlängern, und endlich (Fig. 512, *2*) wachsen gelegentlich primäre Rindenzellen zu normalen Zweigen aus. Diese mit Cramer als Adventiväste zu bezeichnen, liegt kein Grund vor, wie mir scheint; es wird, wie so häufig, ein Kurztrieb zum Langtrieb. Dieser Verzweigungsmodus überwiegt nach Schussnig bei Ceranothamnion.

Spyridia produziert am Scheitel (Fig. 513, *1*) aus jeder Gliederzelle der zunächst monosiphonen Hauptachsen Seitensprosse, welche nach 5/13 geordnet sind. Die meisten von diesen werden zu Kurztrieben, nur der sechste oder siebente Sproß wird jedesmal zum Langtrieb. Die Kurztriebe eilen den letzteren zunächst in der Entwicklung voran (Fig. 513, *1*); sie sind relativ dünn, fast haarartig, unverzweigt und nur partiell berindet (Fig. 513, *2*). Dazu kommt, daß sie sehr hinfällig sind, doch können sie nach Cramer aus ihrer Basis von neuem austreiben. Die Langtriebe sind nach dem Muster der Ceramien ganz berindet.

Spyridia zeigt in diesem Aufbau schon mancherlei Ähnlichkeit mit den Rhodomeleen.

b) Delesseriaceae.

Die Delesseriaceen sind fast alle flache, breite, aber dabei meist zarte Formen. Vermöge ihrer gewöhnlich rein roten Färbungen sind die nicht



Fig. 514. *Hydrolapathum sanguineum.* Orig.

seltenen Vertreter der Gruppe recht auffällig und fehlen demgemäß kaum in einer Sammlung, nicht einmal derjenigen von Laien. Die Familie gliedert sich in zwei Gruppen, die Delesserieen und die Nitophylleen. Erstere besitzen scharf ausgeprägt eine Mittelrippe, sie gleichen vielfach gestielten und gerippten Blättern (Fig. 514), aber auch den Thallomen von Haliseris, Fucus usw. (Fig. 515). Die Nitophylleen (Fig. 519) lassen Rippenbildung fast niemals erkennen, die Gewebeelemente erscheinen gleichförmig, zu rela-



Fig. 515. *1 Caloglossa Leprieurii* n. CRAMER. *2 Hypoglossum alatum* n. KÜTZING.

tiv großen Flächen von geweihartigen oder auch einfacheren Umrissen vereinigt.

Die Delesserien haben ein typisches Scheitelzellwachstum. Die Kenntnis der Teilungs- und Entwicklungsvorgänge bei ihnen verdanken wir in erster Linie den Arbeiten NÄGELIS aus den Jahreu 1845—1847. Später haben KNY, WILLE, CRAMER, KARSTEN, GOEBEL, REINKE, BERTHOLD, FALKENBERG und besonders auch NIENBURG und KYLIN Ergänzungen geliefert.

Delesserieae.

Betrachtet man einen mäßig breiten Thallus einer Delesseriacee, wie er in Fig. 516, *4* wiedergegeben ist, von der Fläche, so erkennt man unschwer in der Mitte eine zentrale Achse (*ca*), daneben beiderseits je eine Zellreihe von gleicher Länge und von dieser ausgehend fiederförmig verlaufende Zellreihen, die in den Figuren durch Schraffierung deutlicher gemacht sind (*r*).

NÄGELI und SCHWENDENER haben dargetan, daß es sich um einen Komplex kongenital verwachsener Fäden handle. Denken wir uns dieselben getrennt, so erhalten wir mit NIENBURG u. a. ein Schema wie in Fig. 516, *8*. Die Scheitelzelle (*a*) und der zentrale Achsenfaden (γ) treten ebenso hervor wie die opponiert zweizeiligen Seitenäste (β). Die primären Seitenäste entsenden schräg auswärts eine Anzahl von Zweiglein und deren Endzellen sind die Randzellen (*r*, Fig. 516, *8*, β_1, β_2 im Schema). Die Endzellen der primären Seitenäste können zu sogenannten sekundären, die der Randzellen zu

tertiären usw. Scheitelzellen werden. Die Zellen, welche auseinander hervorgehen, sind durch primäre Tüpfel verbunden, sekundäre Verknüpfung heterogener Elemente findet auch statt, wie besonders KYLIN zeigte. Die Sache erfolgt ungefähr so wie bei den später zu behandelnden Rhodomeleen.

Daß obige Auffassung zu Recht besteht, zeigt die Entwicklungsgeschichte.

Der Scheitel von Delesseria, Caloglossa, Hypoglossum und anderen nahe verwandten Formen gleicht dem der Rhodomelaceen so sehr, daß (s. unten) man vielleicht geneigt wäre, beide Gruppen zu vereinigen, wenn nicht die Entwicklung der Gewebe aus ihm eine ganz andere wäre. Die kegel- oder kuppelförmige Scheitelzelle (Fig. 516, *1*, *2*) gliedert flachscheibige Segmente durch eine meist etwas nach unten gebogene Querwand ab, und eine Betrachtung der Sprosse von der Fläche zeigt, daß jedes Segment durch zwei zur Fläche des ganzen Organes annähernd senkrecht stehende Längswände (Fig. 516, *1*, *2*), welche sukzessive seitlich von der Mediane auftreten, in eine mittlere (*ca*) und zwei seitliche Zellen zerlegt wird (Fig. 516, *1*). Im Querschnitt präsentieren sich dieselben in der durch Schema 516, *9* angegebenen Weise.

Die mittlere der drei nebeneinander liegenden Zellen zerfällt durch zwei zur Laubfläche parallele Wände in drei Teile (*m*, *ca*, Fig. 516, *10*, *11*), und damit entsteht eine axile Zelle mit vier Perizentralen. Die zentrale Zelle mit den beiden zuletzt gebildeten Elementen (*mm*) stellt die erste Anlage der Mittelrippe dar, die beiden seitlichen (*ff*) lassen die meist einschichtige Thallusfläche entstehen. Wie das geschieht, ergeben Flächenansichten (Fig. 516, *1*—*4*). Die seitlichen Zellen werden durch eine gekrümmte Wand in eine kleinere (*a*) und eine größere (*b*) zerlegt. Die Zelle *a* verhält sich weiterhin wie eine Scheitelzelle, sie gliedert eine erhebliche Anzahl (6—10 und mehr) von Zellen ab, die im wesentlichen der erst abgetrennten (*b*) gleichen (Fig. 516, *3*). Schließlich stellt sie die Teilungen ein. Inzwischen sind in den *b*-Zellen senkrecht zur Thallusfläche Längswände aufgetreten, welche diese in Reihen zerlegen (Fig. 516, *3*), und dem gleichen Schicksal fallen auch schließlich die Scheitelzellen (*a*) anheim. So resultiert die in Fig. 516, *4* wiedergegebene Anordnung, die sich, wie auch die beschriebenen Teilungen, ohne weiteres auf Schema Fig. 516, *8* zurückführen lassen.

Die Enden der nach auswärts gerichteten Zellreihen führen den Namen Randzellen (*r*), (s. oben) von der Energie des Wachstums in ihnen hängt es ab, ob der Thallus breit wird oder schmal bleibt.

Die eigentliche Fläche desselben bleibt einschichtig, die Mittelrippe dagegen besteht aus einer größeren Anzahl von Zellen. Ihre Entwicklung schließt an die oben erwähnte zentrale Achse (*ca*) an, indem auch die rechts und links von dieser gelegenen Elemente durch Wände parallel der Fläche in drei zerlegt werden (Fig. 516, *5*). Weitere Teilungen folgen (Fig. 516, *6*) und schließlich resultiert ein dicker Streifen kompakter Zellen durch die ganze Länge des Laubes. Dieser wird vielfach noch verstärkt durch Hyphen, welche überall aus dem basalen Teile der Rippenzellen entspringen und sowohl zwischen diesem im Innern der Rippe als auch auf deren Oberfläche (Fig. 516, *7*) abwärts wachsen.

Mit dieser einfachen Rippe hat es bei Caloglossa u. a. sein Bewenden, bei Delesseria (Hydrolapathum) sanguinea, Hypoglossum alatum u. a. aber treten noch Seitennerven auf (Fig. 514, 515). Sie entstehen durch Teilungen in den Zellreihen, welche direkt von den Mittel- resp. Zentralzellen zu den sekundären Scheitelzellen (*a* Fig. 516, *4*, *8*) verlaufen, d. h. sie entsprechen

einer Seitenachse erster Ordnung in dem kongenital verwachsenen Fadensystem. Es gibt auch Fälle, in welchen Seitenachsen zweiter Ordnung dasselbe Schicksal erfahren.

Die normale Verzweigung ist am übersichtlichsten bei Caloglossa Leprieurii u. a. zu erkennen. Hier treibt nahe der Scheitelzelle ein Segment eine Ausstülpung. Diese wird durch eine Wand abgegliedert und

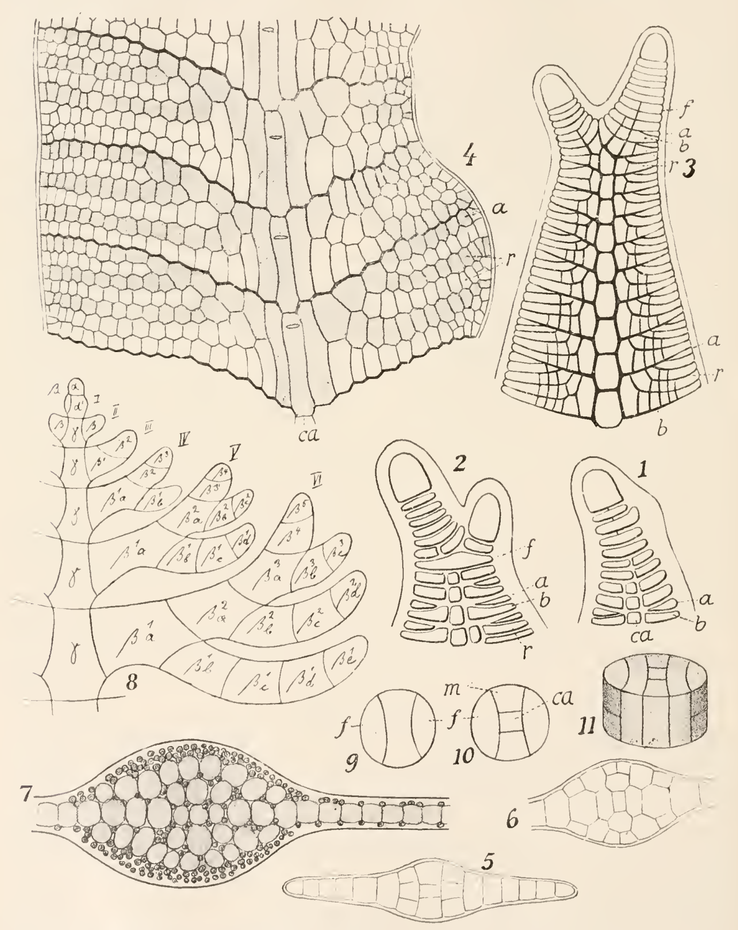


Fig. 516 n. Nägeli, Falkenberg u. Nienburg. *1, 2, 3* Scheitel von *Caloglossa Leprieurii*, verschieden vergrößert. *4* Sproßstück von demselben. *5, 6, 7 Delesseria Hypoglossum*, Querschnitt durch junge und alte Rippen. *8* Schema für die Verzweigung der den Thallus aufbauenden Fäden. *9, 10, 11* Querschnitte resp. Seitenansichten des Thallus von *Taenioma*. *ca* Zentralachse, *a* sekund. Scheitelzelle, *r* Randzellen, *m* Mittelzellen, *f* flächenbildende Zellen, *b* s. Text.

wächst zum neuen Sproß heran (Fig. 516, *1, 2*). Die Seitensprosse stehen alternierend auf den Flanken. Wo ein Seitenzweig entspringt, pflegen die Hauptsprosse etwas eingeschnürt zu sein (Fig. 515). Das letztere ist noch augenfälliger bei KARSTENS Caloglossa amboinensis, bei welcher an einem Knoten mehrere Seitenäste entspringen. Delesseria alata u. a. verhalten sich der Cal. Leprieurii durchaus ähnlich, kleine Differenzen bestehen insofern als bald die jüngsten, bald ältere Segmente oder deren Teile für die Bildung der Seitensprosse Verwendung finden. Das bedeutet nichts anderes als die Verwendung sekundärer oder tertiärer Scheitelzellen für diesen Zweck.

Die eben geschilderte Normalverzweigung tritt aber besonders bei vielen Delesserien (Hypoglossum u. a.) völlig zurück, sie wird ersetzt durch oft recht zahlreiche Sprosse, welche oberflächlich auf dem Mittelnerven entspringen (Fig. 514) und mit ihren Flächen ebenso orientiert sind wie die Muttersprosse. Auch die Laubränder können (z. B. bei Delesseria alata nach WILLE) Äste produzieren, und schließlich berichtet WEBER VAN BOSSE, daß Sarcomenia Sprosse endogen aus der Mittelrippe hervorgehen läßt. Ob man hier unbedingt von Adventivästen reden muß, wie das meistens geschieht, lasse ich dahingestellt.

Von Keimlingen ist bei Delesseria wenig bekannt, nur NIENBURG beschrieb sie für Delesseria ruscifolia. Die Sporen teilen sich wie bei den Ceramiaceen durch eine Querwand, die Sproß und Wurzel scheidet. Der Spoßteil wird durch Querwände zerlegt (Fig. 517, *1*), bald bildet sich die Scheitelzelle heraus und in kurzer Zeit beginnen die Teilungen der Segmente genau so wie sie für die älteren Sprosse beschrieben wurden. Das ergibt sich ohne weiteres aus den Abbildungen (Fig. 517). Die in dieser mit x bezeichneten Zellen teilen sich weniger regelmäßig, dieser Teil, der wohl zuerst aufrecht stand, schmiegt sich nämlich bald dem Substrat an, um eine Sohle zu bilden, die den Keimling endgültig festheftet.

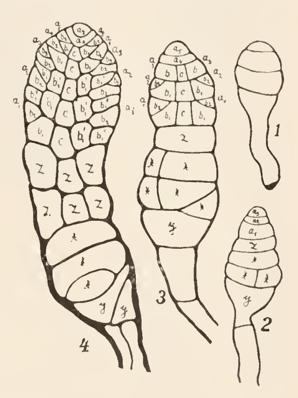


Fig. 517. *Delesseria ruscifolia*, n. NIENBURG. Keimlinge.

Nitophylleae.

Zahlreiche Nitophylleen lassen im erwachsenen Zustande irgendwelche Fadenstruktur nicht mehr erkennen. Scheitelzellen kommen nicht zur Beobachtung und überall in der einschichtigen Laubfläche, die, fast wie Porphyra, durchaus gleichmäßig ist, werden interkalare Teilungen wahrgenommen. SCHMITZ aber wies schon darauf hin, daß der jugendliche Thallus doch wohl die kongenital verwachsenen Fäden zeigen müsse. Tatsächlich lassen sich alle Übergänge von dem normalen Delesseria-Bau zu dem extremen Nitophylleen finden.

Wir zählen mit KYLIN Phycodrys (Delesseria) sinuosa zu den Nitophylleen und beginnen mit dieser nach der von ihm gegebenen Darstellung. Die primäre Scheitelzelle — und eine solche ist hier klar gegeben — gliedert in der üblichen Weise Segmente ab, welche nach Vorschrift (bei *1*, Fig. 518) in eine mittlere und zwei seitliche Zellen zerfallen; aus letzterer gehen Zellreihen zweiter Ordnung hervor, aus ersterer wird die Hauptreihe (Fig. 518, *1—4*) gebildet. Das ist nichts Absonderliches.

Nun aber tritt etwas Neues in die Erscheinung. Bei anderen Florideen pflegen sich die Gliederzellen der Haupt- und Seitenfäden nicht mehr durch Querwände zu teilen. Bei Phycodrys aber zerfallen zunächst die Gliederzellen der Hauptachse durch solche. So hat z. B. die Zelle *2* (Fig. 518, *3*) nach erfolgter Streckung die über ihr liegende Zelle abgegliedert. Über *3* sind drei und über *4* gar fünf solcher Zellen durch wiederholte interkalare Teilungen entstanden.

Die so gebildete Hauptreihe (*1—4*, Fig. 518, *3*) entsendet natürlich normale Seitenreihen niederer Ordnung aus den ursprünglichen Segmenten, —

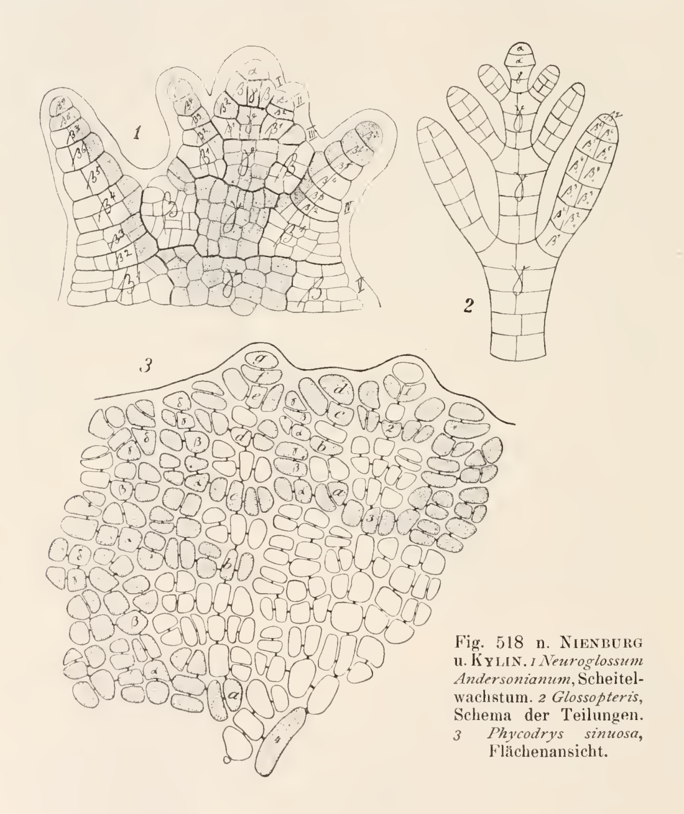


Fig. 518 n. NIENBURG u. KYLIN. *1 Neuroglossum Andersonianum*, Scheitelwachstum. *2 Glossopteris*, Schema der Teilungen. *3 Phycodrys sinuosa*, Flächenansicht.

diese habe ich in Fig. 518, *3* punktiert — sondern aus jeder interkalar entstandenen Gliederzelle (weiß) bilden sich auch mehr oder minder verzweigte Seitenketten, die nun zwischen die anderen eingeschaltet sind. Fig. 518, *3* dürfte das zur Genüge ergeben. Da auch die großen Seitenglieder der Hauptreihe (z. B. *a—g*, Fig. 518, *3*) interkalare Zellen bilden, welche wiederum Seitenäste entfalten, kann das Bild ein sehr buntes werden.

NIENBURG hatte die Vorgänge bei Phycodrys sinuosa etwas anders gedeutet, aber das eine ging auch aus seiner Beurteilung der Dinge hervor, daß hier der reine Delesseria-Typ durch interkalare Teilungen abgeändert ist.

KYLIN schließt Glossopteris und Neuroglossum hier an. Nach NIENBURGS Schema (Fig. 518, *1*, *2*) wachsen diese

Fig. 519. *1—6 Nitophyllum punctatum* n. KÜTZING u. NIENBURG. *7 Nitophyllnm reptans* n. NIENBURG.

etwas anders, es wird wohl ein erneuter Vergleich nötig werden, um zu prüfen, ob sie sich nicht doch an KYLINS Schema anpassen lassen. Es handelt sich hier meist um die Deutung, die Beobachtungen als solche stimmen vielfach überein.

Von den Formen, welche zur Gattung Nitophyllum selbst gezählt werden, wachsen N. Sandrianum u. a. mit einer so schönen Scheitelzelle, daß man sie dieserhalb kaum von den Delesserien zu trennen brauchte, andere Arten aber sind schon etwas anders z. B. Nitophyllum reptans. Diese hat eine Scheitelzelle, und läßt auch aus ihr normale Segmente hervorgehen, allein in den letzteren überwiegen stark interkalare Teilungen (Fig. 519, *7*). Das hindert nicht die Entstehung von sekundären usw. Scheitelzellen aus den einzelnen Segmenten, etwa so wie es die Fig. 519, *7* angibt. Sie beteiligen sich am Randwachstum, Äste gehen aus ihnen kaum hervor.

Das Extrem dürfte Nitophyllum punctatum nach NIENBURG darstellen. (Fig. 519). Auch hier legt sich der Teil des Keimlings, welcher an das Rhizoid grenzt, der Unterlage flach an und wird zu einer Haftscheibe, die das Ganze festlegt und außerdem, scheinbar an beliebiger Stelle, neue Sproßanlagen erzeugt. Diese, wie auch die primäre Sproßanlage (Fig. 519, *3*) beginnen bald, sich unregelmäßiger an ihrer Spitze zu teilen; auch in der Scheitelzelle treten Längswände auf (Fig. 519, *4*, *5*), bald wird diese ganz unkenntlich, auch die Grenzen der Segmente schwinden, und so erhalten wir immer größer werdende Flächen, die nur durch Randzellen wachsen und zudem Teilungen an beliebigen Stellen der Fläche erfahren. Ähnlich verhalten sich andere Nitophyllum-Arten.

Im allgemeinen sind Rippenbildungen bei den Nitophyllen nicht vorhanden, doch treten gelegentlich Andeutungen von solchen auf, und den Rippen ähnliche Verdickungen werden immer sichtbar, wenn unsere Algen zur Bildung von Cystocarpien schreiten.

Claudea.

Einige besonders auffallende oder vom Typus abweichende Delesseriaceen können nicht übergangen werden. Die eigenartigsten dürften Claudea und Vanvoorstia sein, die man vielleicht in eine Gattung zusammenziehen darf. Die Claudea erscheint als ein in der Mittelrippe halbiertes Blatt, das netzartig durchbrochen und und einseitig ist (Fig. 520). Die Entstehung desselben geht aus AGARDHS Fig. 521 leicht hervor. Ein schmaler, Delesseria-ähnlicher Sproß produziert aus einer seiner Flächen zahlreiche, annähernd rechtwinkelg abstehende Zweiglein in regelmäßigen Entfernungen. Diese aber lassen auf ihren Oberseiten wiederum regelmäßig gestellte Äste entstehen, welche alle mit ihrer Spitze die über ihnen befindlichen Sprosse auf der Unterseite berühren (Fig. 521 oben) und dann mit ihnen eine festere Verbindung eingehen (welcher Art?). Nachdem schon so ein Netzwerk hergestellt ist, wird dasselbe durch kleinere Sprosse vervollständigt, welche horizontal laufen und ebenfalls an die gegenüberstehenden älteren Maschen anschließen.

Aus dem Hauptstamm des Ganzen entspringen vielfach (Fig. 520) kleinere Sproßsysteme, welche ihre (relative) Hauptachse im allgemeinen der Basis des Ganzen zukehren und damit gegen diese eingekrümmt sind.

Martensia.

Eine eigenartige Netzstruktur hat auch Martensia, über die wir neuerdings durch SVEDELIUS besser unterrichtet sind. Der kaum oder auch länger gestielte Thallus stellt in seinen unteren Teilen eine einfache Fläche dar, diese aber ist von einem mehr oder minder breiten netzigen Rand umgeben (Fig. 522). Die Jugendstadien wachsen mit einer Scheitelzelle, später setzen sehr reichlich

interkalare Teilungen ein; das erinnert an Nitophyllum punctatum. Die Netzbildung beginnt spät, und zwar damit, daß die Randzellen fast am ganzen Umfang des Thallus wachsen und sich teilen. So entstehen nach auswärts gerichtete Zellreihen (Fig. 522, *2*). Merkwürdig ist nun, daß die äußersten Randzellen in fester Verbindung miteinander bleiben, während die nach einwärts von ihnen ausgehenden Reihen sich seitlich aus dem Verbande lösen.

Die isolierten Reihen verlängern sich durch interkalare Teilungen, die peripheren Zellen teilen sich auch, zumal in tangentialer Richtung, und so rücken die ersteren seitlich auseinander, wie Fig. 522, *3* zeigt. Auf solcher Stufe hat bereits die Bildung der Querbänder eingesetzt. Gewisse Zellen teilen sich tangential, entsenden Fortsätze (Fig. 522, *3*), diese stoßen aufeinander und pressen sich gegeneinander. Die Querbänder stehen alle auf gleicher Höhe, das bedingt die Regelmäßigkeit des Netzwerkes. Das gilt für Martensia fragilis. Weitere Einzelheiten wie auch Abweichungen bei anderen Arten erzählt Svedelius.

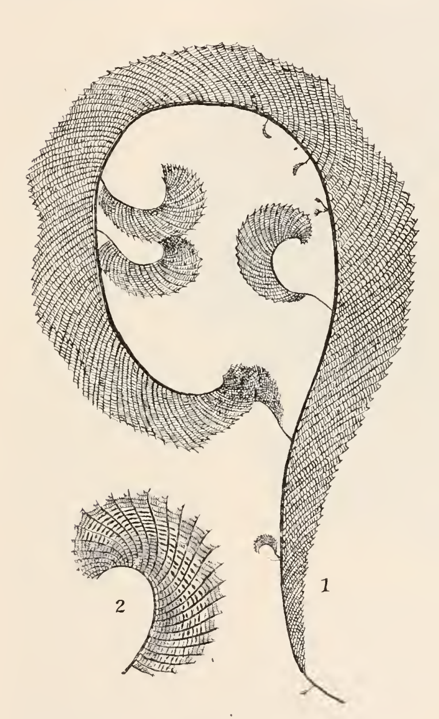


Fig. 520. *Claudea elegans.* Orig. *1* ganze Pflanze, nat. Größe. *2* junger Sproß, etwas vergrößert.

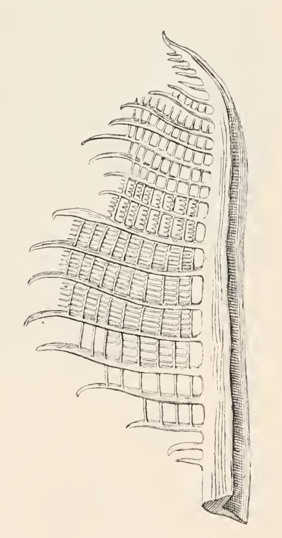


Fig. 521. *Claudea elegans* n. Agardh. Stück eines jungen Sprosses.

Heydrichs Implicaria schließt sich hier an. Im Gegensatz zu Claudea und Vanvoorstia ist sie nicht einseitig verzweigt, vielmehr entsendet die Zentralachse nach zwei Richtungen in einer Ebene Seitensporen, welche sich in bestimmter Weise verketten. Es entsteht so ein symmetrisch gebautes Netzblatt.

c) Rhodomelaceae.

Der Typus der Rhodomelaceengruppe ist gegeben durch einfache Polysiphonien (Fig. 523). Wie bei den Siphoneen auf den einfachen, ungegliederten Faden, bei den Ectocarpeen auf monosiphone Sprosse mit interkalarem Vegetationspunkt zurückgegangen werden muß, um die vielfach komplizierten Bildungen in jenen Gruppen zu verstehen, so liefern uns die Polysiphonia-Sprosse mit Scheitelzelle und Perizentralen den Ausgangspunkt

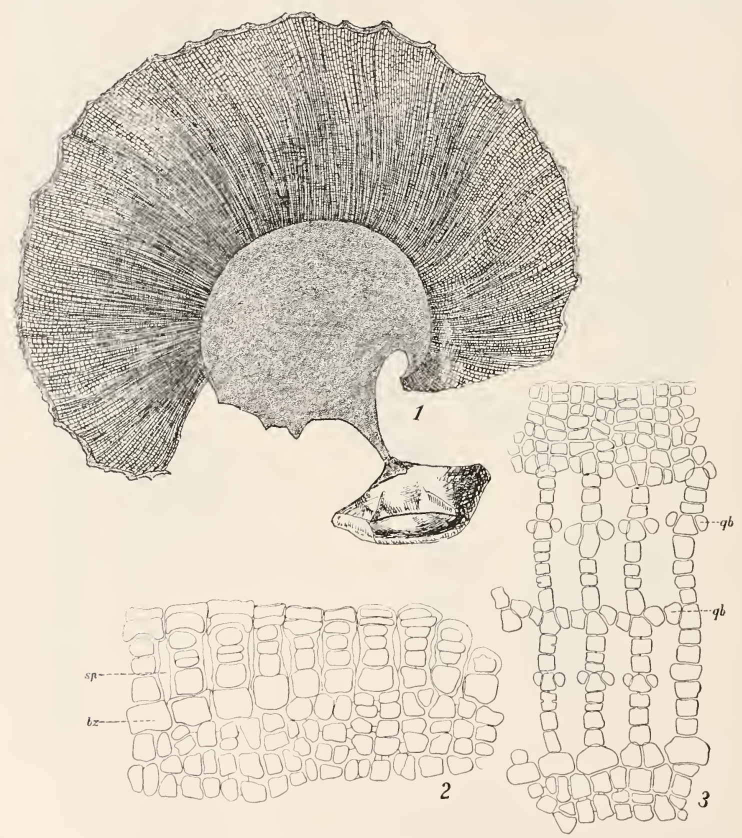


Fig. 522. *1 Martensia spec.* Habitus. Orig. *2* Erste Anlage des Netzwerkes. *3* Weitere Entwicklung desselben, n. SVEDELIUS. *bz* Basalzellen, *sp* Spalten, *qb* Querbänder.

für das Verständnis der äußerst mannigfaltigen, oft fast abenteuerlichen Formen unter den Rhodomelaceen. Ich folge hier im wesentlichen der umfassenden Monographie FALKENBERGS und versuche aus ihr das Wichtigste wiederzugeben. Wenn ich einzelne Gattungen anders gruppiere als jener Autor, so geschieht das nur im Interesse einer, wie ich glaube, vereinfachten Darstellung. Die von FALKENBERG gewählte systematische An-

ordnung soll damit nicht unter allen Umständen beanstandet werden, und wenn ich der von ihm gewählten Benennung und Umgrenzung der Gattungen ausnahmslos folge, so soll damit umgekehrt nicht gesagt sein, daß ich sie unter allen Umständen billige. Mir scheint fast, als habe er mit SCHMITZ eine etwas zu weit gehende Zerteilung der alten Gattungen vorgenommen, aber wenn einmal in einer so intrikaten Familie eine Ordnung hergestellt ist, soll man nicht ohne eingehende Kenntnis aller Formen Umstellungen vornehmen.

+ Radiäre Rhodomelaceen.

A) Der typische Bau.

Den Aufbau dieser Gruppe wie der ganzen Rhodomelaceen verstehen wir, wie schon oben gesagt, am besten, wenn wir erst einmal eine einfache Polysiphonia betrachten, resp. den Aufbau eines einzelnen Zweiges von einfachen Arten klarlegen.

Die Polysiphonien und zahlreiche verwandte Formen bilden 10 bis 20 cm hohe Büsche (Fig. 523), deren Äste bald straff aufgerichtet, bald mehr gespreizt erscheinen. Ihren Namen erhielten sie, weil die Sprosse aussehen, als ob sie aus einer mehr oder weniger großen Zahl gleich langer Röhren zusammengesetzt seien (Fig. 524). Quer- und Längsschnitte lassen eine axile Zelle resp. Zellreihe erkennen, welche im einfachsten Falle durch einen einschichtigen Mantel von vier oder mehr perizentralen Zellen umgeben ist (Fig. 526, *2*). Da die perizentralen Zellen unter sich und auch mit der axilen Zelle gleiche Länge haben, resultiert ein Aufbau aus Etagen, der äußerlich schon bei schwacher Vergrößerung sichtbar ist (vgl. verschiedene der folgenden Figuren).

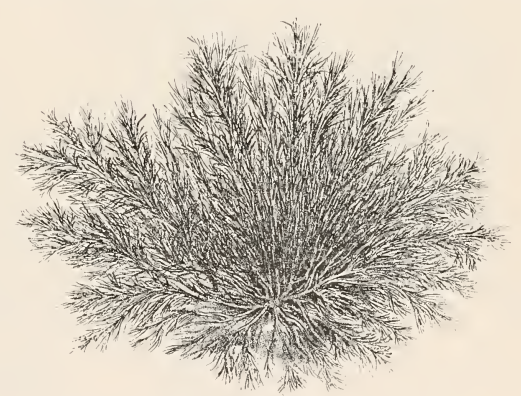


Fig. 523. *Polisiphonia rhunensis* n. THURET.

Die Polysiphonien keimen wie die Ceramien. Die Keimlinge sind aufrecht. Es entsteht (Fig. 525) der bekannte Sproß- und Wurzel-Pol. Der Sproß zerfällt zunächst durch Querwände, dann durch Längsteilungen, und bald läßt sich nach Herausbildung der Scheitelzelle erkennen, daß schon früh das Wachstum beginnt (Fig. 525, *3*, *4*), welches auch die Langtriebe kennzeichnet. Die Spitze aller dieser krönt (Fig. 525, 527) eine schwach gefärbte Scheitelzelle mit dichtem Plasmainhalt, welche durch annähernd quer gestellte Wände scheibenförmige Segmente abgliedert. Die Segmentscheiben strecken sich nicht bloß, sondern sie erfahren auch Längsteilungen in der Weise wie Fig. 526, *4* angibt. Zuerst entsteht die gekrümmte Längswand *1—1*, dann bilden sich sukzessive die antiklinen Wände *2—2* und *3—3*; erst zuletzt wird durch die Wand *4—4* die axile Zelle von der

letzten perizentralen abgeschnitten. So verlaufen die Dinge im einfachsten Falle. Aber auch wenn die Perizentralen zahlreicher sind, spielt sich der Teilungsprozeß annalog ab. Fig. 526, 5 ergibt ohne Kommentar die Teilungsfolgen in einem noch nicht völlig geteilten Segment.



Fig. 524 n. THURET u. FALKENBERG. *1* Zweig von *Polysiphonia rhunensis* (mit Antheridienständen). *2* einzelner Antheridienstand von dems. *3* dass. von *Rhodomela subfusca.* *bz* Basalzelle, *a* Antheridienstand.

Die Vorgänge bei Polysiphonia haben eine frappierende Ähnlichkeit mit denjenigen bei Ceramium, Spyridia und Wrangelia, es ist nicht zweifelhaft, daß auch hier in den Perizentralzellen sukzedan entwickelte, aber gestauchte Wirteläste vorliegen, mit dem einzigen Unterschiede, daß bei Polysiphonia von Anfang an die axilen Zellen der ganzen Länge nach bedeckt werden, was ja bei Ceramium und Spyridia nicht der Fall ist. Diese Auffassung der Dinge, die zuerst klar von SCHMITZ ausgesprochen wurde, nachdem schon NÄGELI die Vorgänge studiert hatte, wird bestätigt durch die Anordnung der primären Tüpfel. Solche sind vorhanden einmal in den Querwänden, welche die axilen Zellen von einander trennen (Fig. 526, *1*) und außerdem in den Längswänden, welche der Achse und den umgebenden Perizentralen gemeinsam sind. In den radialen Wänden, mit welchen die Perizentralen an einander stoßen, finden sich Tüpfel ebensowenig wie in den Querwänden, die zwei Etagen von Perizentralen trennen. Diese aus Schema 526, *1* und Fig. 526, *3* leicht ersichtliche Verteilung der Tüpfel entspricht genau der oben gegebenen Auffassung von der Wirtelnatur jener Zellen.

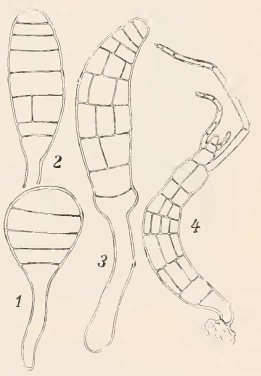


Fig. 525. Keimlinge von *Polisiphonia nigrescens* n. KYLIN.

Die Anordnung der primären Tüpfel entspricht aber nicht den Anforderungen an eine ausgiebige Stoffleitung und Festigung; diesem Mangel wird indes durch Anlegung der eigenartigen sekundären Tüpfel Rechnung getragen, die K. ROSENVINGE zuerst beschrieb, die FALKENBERG dann bei zahlreichen Formen fand. MASSEE scheint schon Andeutungen davon gesehen zu haben. Durch sie werden die Vertikalreihen der Perizentralzellen, also die Glieder verschiedener Wirtel miteinander verknüpft (Fig. 526, *8*). Der Prozeß beginnt damit, daß der Kern einer Perizentrale gegen deren Basis wandert, hier teilt er sich und alsbald wird durch eine schräge Wand (Fig. 526, *9*) ein Zipfel abgeschnitten, in welchem der eine Kern liegt. Die neu entstandene Wand verdickt sich (wohl unter Schleimbildung), ein Tüpfelkanal wird zwischen Mutter- und Tochterzelle sichtbar und letztere schiebt sich immer mehr gegen die unter ihr liegende Perizentralzelle vor (Fig. 526, *10*), um sie schließlich zu berühren und dann mit ihr durch Membranauflösung zu verschmelzen (Fig. 526, *11*). Nach dem Gesagten muß jede Perizentrale nach Ablauf der geschilderten Ereignisse zwei heterogene Kerne enthalten, die schließlich in symmetrischer Stellung, einer im oberen und einer im unteren Ende der Zelle, zu finden sind. Wo in den auf einander folgenden perizentralen Ringen die Zellenzahl ungleich ist, können auch mehrfache Vertüpfelungen an derselben Zelle erfolgen (Fig. 526, *8*).

Man kann die Perizentralen als Rinde bezeichnen — im Gegensatz zu der axilen Zellreihe. Diese Rinde nun kann verstärkt, oder (nach der üblichen Ausdrucksweise) der Sproß kann berindet werden durch zahlreiche kleinere Zellen, welche auf deren Außenseite auftreten. — Der Prozeß beginnt damit, daß aus dem äußeren Bezirk einer Perizentrale mehrere kleinere Zellen herausgeschnitten werden, welche dann ihrerseits weitere anti- und perikline, sowie Querteilungen erfahren. Die Figur resp. das Schema 526, *6*, *7* zeigt das ohne weiteres. Aus ihr ist auch die Tüpfel-

anordnung ersichtlich und diese ergibt wieder, daß man es hier mit einem System gestauchter Sprosse zu tun hat, deren kleine Endzellen, wie in so vielen früher besprochenen Fällen, das Assimilationssystem darstellen. — Solche Berindung setzt bei manchen Polysiphonia-Arten ein, ebenso bei

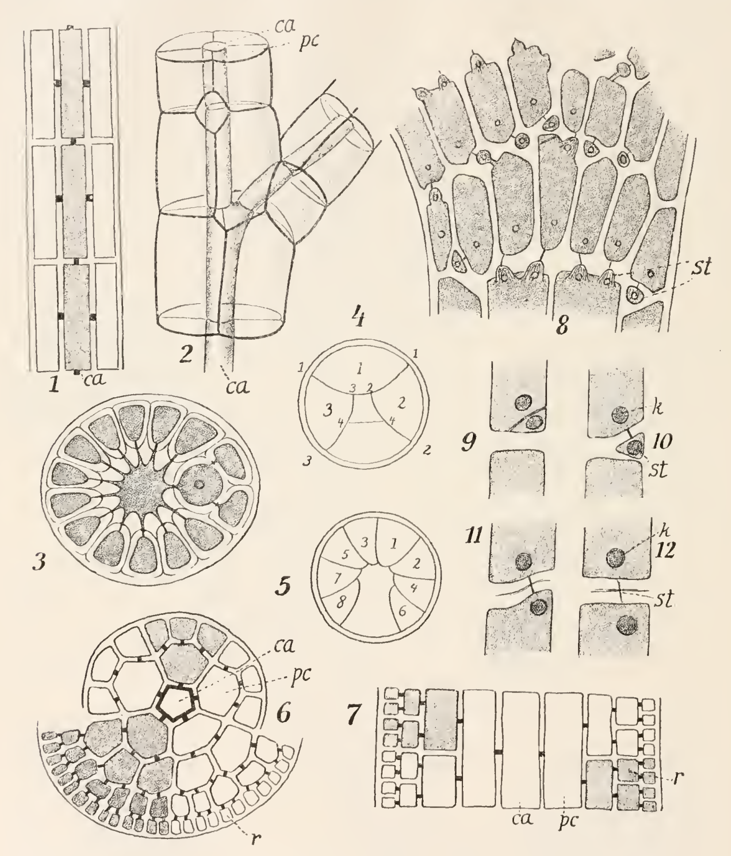


Fig. 526 n. FALKENBERG. *1* Schematischer Längsschnitt eines *Polysiphonia*-Sprosses. *2 Polysiphonia sertulariodes*; Sproßstück. *3* Querschnitt eines Sprosses von *Pol. fastigiata*. *4*, *5* Schemata der Längsteilung in den Gliederzellen der Achsen. *6* Querschnitt, 7 Längsschnitt (schematisch) von berindeten *Rhodomeleen*-Sprossen. 8 Seitenansicht eines Zweiges von *Pterosiphonia*; Perizentralen mit sekundären Tüpfeln. *9—12* Entstehung der sekundären Tüpfel bei *Polysiphonia violacea*. *ca* Zentrale Achse, *pc* Perizentralen, *r* „Rinde“, *st* sekundäre Tüpfel, *k* Kern.

zahlreichen anderen Gattungen anderer Gruppen, wie Bostrychia, Rhodomela, Chondria, die uns später noch beschäftigen werden.

In anderen Fällen kommt eine Berindung durch Hyphen vor, durch sie sind u. a. zahlreiche Lophothalieen ausgezeichnet. Am basiskopen Ende

der Perizentralen werden durch schiefe Wände kleine Zellen abgeschnitten, welche dann zu langen Fäden auswachsen. Die Umhüllung ist verschieden dicht. Sie erinnert natürlich an Callithamnien, Batrachospermen usw. Das geht so weit, daß z. B. auch bei Lophothalia aus den Berindungshyphen kurze abstehende Adventiväste entspringen können. Auch innere Hyphen kommen vor.

Die Scheitel der Rhodomelaceensprosse sind auch dann ähnlich gebaut, wenn die spätere Ausgestaltung des Thallus stark differiert. Demnach verläuft auch die Verzweigung bei ziemlich zahlreichen Gattungen ähnlich. Sie beginnt damit, daß das jüngste oder doch eins der jüngsten Segmente unter Teilung des Zellkerns eine Papille vorstreckt (Fig. 527, *2*), welche dann durch eine zur Längsausdehnung der Papille annähernd senkrechte Wand abgegliedert wird (Fig. 527, *1*). Die Wände, welche ein astbildendes Segment von der Scheitelzelle trennen, stehen vielfach schief zur Längsachse des Hauptsprosses, so daß das Segment selber ungleichseitig wird; und Rosenvinge, später Falkenberg, haben darauf aufmerksam gemacht (Fig. 527, *2*), daß die schräge Lage der Trennungswand zwischen Segment und Scheitelzelle bereits durch die Stellung der karyokinetischen Figur bestimmt sei, denn die Kernspindel hat bereits eine von der Längsachse des ganzen Organes abweichende, schiefe Stellung, und demnach sind auch die aus ihr entstehenden Schwester- resp. Tochterkerne von Anfang an so orientiert wie Fig. 527, *2* andeutet. Die Wand entsteht natürlich senkrecht zur Verbindungslinie dieser beiden Kerne.

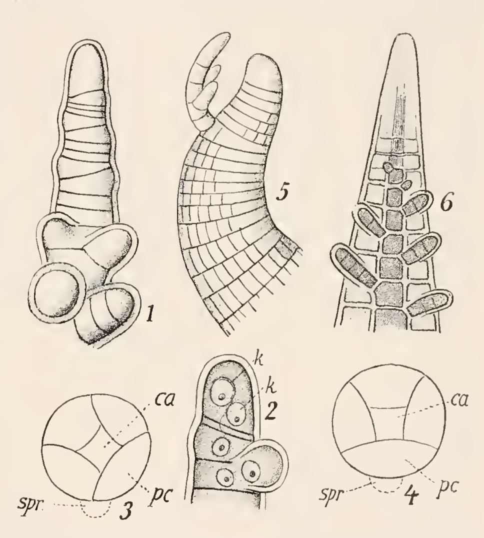


Fig. 527 n. Falkenberg u. Orig. *1 Tolypocladia glomerulata*; Scheitel. *2 Polysiphonia elongata*; Scheitel. *k* Kerne. *3*, *4* Schemata f. d. Sproßinsertion. *spr* Seitensproß, *ca* Zentrale Achse, *pc* Perizentralen. *5 Polysiphonia fruticulosa*; Scheitel. *6 Ctenosiphonia hypnoides* mit endogenen Seitenachsen.

Über die Weiterentwicklung der einzelligen Organanlagen soll später berichtet werden. Hier sei zunächst darauf hingewiesen, daß fast immer eine bestimmte Beziehung zwischen Perizentralen und Seitensprossen erkannt werden kann. Erstere entstehen normalerweise in unserer Gruppe später als die letzteren. Bei den Lophothalien usw. steht die Wand, welche die erste Perizentrale abschneidet, stets unter der jungen Sproßanlage (Fig. 527, *4*), in genauer Übereinstimmung mit Spyridia; bei Polysiphonien und fast allen anderen Rhodomelaceen aber tritt das Seitenorgan an der Grenze zweier Perizentralen hervor (Fig. 527, *3*), demnach muß die Teilungsfolge, wenn ich Falkenberg recht verstehe, die im Schema wiedergegebene

sein. Ob Übergänge zwischen beiden Modalitäten vorhanden sind, übersehe ich nicht ganz; möglich wäre das, da Falkenberg für Lophocladia angibt, daß auf jugendlichen Stufen die erste Perizentrale genau unter dem Seitensproß steht, daß später aber, infolge von starkem Wachstum dieser Perizentrale, die älteren Seitensprosse über ein Interstitium zwischen zwei Perizentralen zu liegen kommen.

Daß die Bildung der Perizentralen überhaupt in der Nähe der Seitenorgane beginnt, zeigt besonders gut Fig. 527, *5*. Hier ist auch ersichtlich, daß etwaige „sterile" Segmente sich genau so verhalten, wie das über ihnen stehende fertile, und daß außerdem gelegentlich schon Perizentralteilungen einsetzen können, ehe ein Seitenorgan entstanden ist. Der Platz, welchen dasselbe einnehmen wird, ist bereits durch solche Längsteilungen im voraus bestimmt.

An diese exogene Entstehung der Seitenorgane reiht sich nun bei manchen Formen eine endogene, die bereits bei den Lophothalieen gelegentlich auftritt, bei nicht wenigen anderen Gattungen aber (Ctenosiphonia, Cliftonaea usw.) wiederkehrt. Die von der Scheitelzelle abgegliederten Segmente bilden in diesem Falle zunächst ganz normal ihre Perizentralen aus, und erst wenn dieser Prozeß beendet ist, geht aus den axilen Zellen an deren oberen Ende eine Ausstülpung hervor (Fig. 527, *6*), welche, durch eine schräge Wand abgeschnitten, sich zum Seitenast entwickelt. Derselbe muß sich natürlich zwischen den Perizentralen hindurchzwängen, er selber bildet wohl immer erst Perizentralzellen aus, wenn und soweit er über die gleichnamigen Zellen des Muttersprosses hervorgehoben ist.

Ein prinzipieller Unterschied zwischen der endogenen und exogenen Verzweigung ist wohl kaum zu statuieren. Wir zeigten schon für Spyridia auf Grund Cramerscher Angaben, daß dort die Langtriebe weit später entwickelt werden als die Kurztriebe, und wenn auch die erstgenannten Organe bei jener Gattung noch vor Beginn der Rindenbildung entstehen, so ist doch bei anderen Gattungen eine weitere Zurückverlegung derart nicht ausgeschlossen, daß erst die Rindenwirtel entstehen und dann die langen Seitensprosse.

Falkenberg betrachtet die Verzweigung der Rhodomeleen als etwas sui generis. Das ist kaum erforderlich. Ich erinnere nur an Gloeosiphonia, Thuretella u. a. (S. 246). Diese tragen viergliedrige Wirtel; soll ein Langtrieb als Seitenzweig entstehen, so wird die Anlage als fünftes Glied in obige Wirtel eingeschoben. Denkt man sich nun die Wirteläste auf vier Perizentralen reduziert, so hat man die Vorgänge bei Polysiphonia u. a.

Die Anlagen der Seitenorgane weisen, wie schon Nägeli richtig erkannte, eine schraubige Anordnung auf, häufig ist eine Divergenz von $^1/_4$, doch kommen auch andere, z. B. $^1/_5$ oder $^2/_7$, $^2/_5$ usw. (vergl. Fig. 528 u. 529) vor. Am nämlichen Sproß können gewisse Abweichungen vorkommen; es gibt einerseits Fälle, in welchen die jugendlichen Anlagen von Anfang an nicht genau der Regel entsprechend auftreten — darauf hat zuletzt Seckt hingewiesen — andererseits vollziehen sich durch differentes Wachstum der Perizentralen sekundäre Verschiebungen, Torsionen usw., die indes wohl niemals sehr erheblich werden.

In gewissen Fällen (Fig. 528, *1*) produziert jedes von der Scheitelzelle gelieferte Segment die Anlage eines Seitenorganes, doch ist das keineswegs Regel, im Gegenteil bleiben sehr häufig die Segmente astlos. Zweigbildende und zweiglose Segmente wechseln dann entweder regelmäßig mit einander ab oder es folgen Segmente beiderlei Art unregelmäßig auf einander (Fig. 529). Auch im letzten Falle wird die gesetzmäßige Anordnung der Seitenorgane

dadurch nicht oder nicht nennenswert beeinflußt. Die Glieder behalten ihre Divergenzen, mögen sie unmittelbar auf einander folgen oder durch „sterile“ Segmente getrennt sein.

Die Spiralstellung der Seitenorgane bei den Florideen wird von den meisten Autoren, welche diese Dinge untersuchten (Nägeli, Berthold, Kny, Rosenvinge, Falkenberg u. a.), auf innere Ursachen zurückgeführt. Schwendener dagegen machte hier in derselben Weise wie bei den Phanerogamen Kontakte als mechanische Ursache für die Stellung verantwortlich; ihm hat Seckt sekundiert. Die so oft und bis in die neueste Zeit ventilierte Frage hier in extenso aufzurollen, scheint mir nicht angezeigt zu sein. Ich finde weder in Schwendeners noch in Seckts Ausführungen einen zwingenden Beweis für die Kontakttheorie bei den Florideen, glaube vielmehr, daß die oben genannten Autoren mit ihrem Widerspruch im Recht sind. Die gewichtigsten Gegengründe scheint mir Falkenberg vorgebracht zu haben, wenn er darauf hinwies, daß in Scheiteln, wie ihn Fig. 528, *1* wiedergibt, von Druck- und Kontaktwirkungen nicht die Rede sein könne. Bei der Länge des Scheitels ist eine Druckwirkung von außen seitens der älteren Organe unmöglich und ebensowenig ist ersichtlich, wie durch Druckverhältnisse im Innern die schiefe Stellung der Kernspindel und später der Querwand erklärt werden könnte.

Wir betonten schon oben, daß die in schraubiger Anordnung entwickelten Seitenorgane ursprünglich alle völlig gleich sind, später erst tritt eine Differenzierung ein und diese ist es, welche vielfach erst den Unterschied zwischen den einzelnen Gattungen sowie deren Habitus ausmacht.

B. Die Gruppen.

a) Polysiphonieae.

Ich beginne mit Lophothalia (Fig. 528, *1*), weil hier ganz analoge Verhältnisse wiederkehren wie bei Spyridia. Die Mehrzahl der Segmente produziert Kurztriebe, die monosiphon, haarartig, aber farbig sind, und nur einige Längsteilungen in ihren basalen Zellen erinnern daran, daß sie mit polysiphonen Sprossen homolog sind, wir nennen sie Haartriebe oder Haarsprosse, event. auch nach Rosenvinge Trichoblasten. Nur aus jedem fünften, sechsten oder siebenten Segment gehen Langtriebe hervor, welche den Aufbau des Hauptsprosses wiederholen. Damit hat es bei Loph. hormoclados sein Bewenden. Für unsere Erörterung nebensächlich ist, daß bei Loph. verticillata aus dem oberen Rande fast jeder Perizentrale sog. Adventiväste hervorgehen, welche ebenfalls monosiphon und somit den normalen gleichgestaltet sind.

An Lophothalia reihen sich Doxodasya und Brogniartella (Fig. 528, *2*) an. Bei diesen Gattungen werden sämtliche Anlagen der Seitensprosse zu haarigen Kurztrieben; bei ersterer Gattung unverzweigt wie bei Lophothalia, führen dieselben bei letzterer alternierend zweizeilige (Fig. 528, *2*, *3*) Seitensprößchen, und zwar liegt die Verzweigungsebene derselben zum Hauptsproß transversal, genau so wie das bereits für Antithamnion und Wrangelia festgestellt wurde. Diese monosiphonen Haartriebe sind auch hier durch Chromatophoren gefärbt und nicht hinfällig, bisweilen sogar recht derb.

An Stelle der Haarsprosse können zwar auch bei diesen Gattungen vereinzelt Langtriebe entstehen, doch ist das selten, und im allgemeinen findet hier die eigentliche Verzweigung aus der Basis der Haartriebe statt,

wie das Kny, Rosenvinge, Falkenberg an diesen und an später zu erörternden Formen studierten.

Die unterste älteste Zelle dieser Haarsprosse (Basalzelle, bzw. Fig. 528, *3*) wächst nämlich seitlich, und zwar stets an ihrer katadromen Seite, zu einem

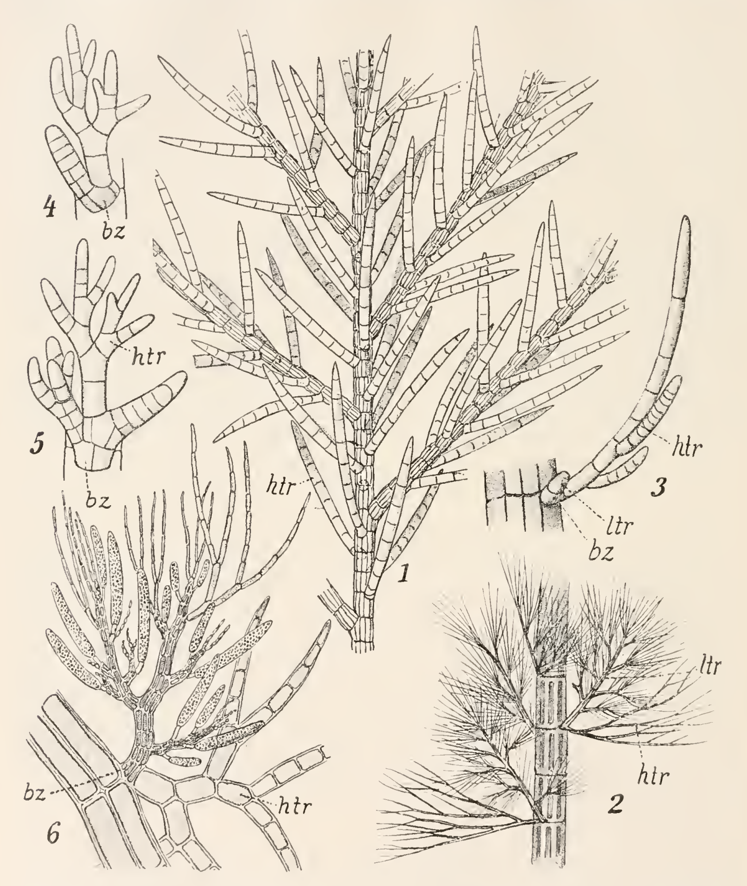


Fig. 528 n. Kützing u. Falkenberg sowie Orig. *1 Lophothalia hormoclados;* Sproßsystem *2 Brogniartella byssoides;* Stück eines Sprosses. *3* dies.; Haartrieb mit Anlage eines Langtriebes *(ltr)* an der Basis. *4, 5 Brogniartella (?) spinosissima*; Haarsprosse mit basalen Langtrieben. *6 Polysiphonia Dyllwini;* Haartrieb mit fruktifizierendem Basalsproß. *ltr* Langtrieb, *htr* Haartrieb, *bz* Basalzelle resp. deren Derivate.

Zäpfchen aus, welches durch eine Querwand von seiner Trag- resp. Mutterzelle abgegliedert wird (Fig. 528, *3 ltr*). Diese letztere wird dann in der üblichen Weise in Zentral- und Perizentralzellen zerlegt (Fig. 528, *4*), während der ansitzende Zapfen den Charakter einer Scheitelzelle hat und zu einem

Langtrieb von der Form der Hauptsprosse (Fig. 528, *2*) oder zu einem Kurztrieb mit (Fig. 528, *6*) oder ohne Sexualorgane heranwächst. In einzelnen Fällen (Brogniartella spinosissima) entsteht noch ein zweiter Sproß (Fig. 528, *5*) aus der zweiten (hyperbasalen) Zelle der Haartriebe.

Die Gattung Polysiphonia reiht sich den eben besprochenen unschwer an und wird durch diese leicht verständlich. Unterschiede von Lophothalia und Brogniartella sind durch die wechselnde Verteilung der Trichoblasten gegeben.

Falkenberg glaubte, daß einigen Polysiphonia-Arten die Haarsprosse fehlen, Rosenvinge zeigte aber, daß diese Meinung kaum zutrifft, immerhin gibt es Formen in unserer Gattung, welche die „Haare" recht selten bilden, andere, bei welchen sie ungemein zahlreich sind. Im ersten Falle wird die weitaus größte Mehrzahl der von der Scheitelzelle gelieferten Sproßanlagen zu Langtrieben oder doch zu Kurztrieben, welche mit Perizentralen versehen sind, im zweiten Falle, soweit er extrem ausgebildet ist, erscheinen zahlreiche Trichoblasten mit wenigen Langtrieben untermengt. Danach herrscht in der Hauptsache das „gemischte System" der Sproßausbildung, das wir im Prinzip schon bei Lophothalia kennen lernten.

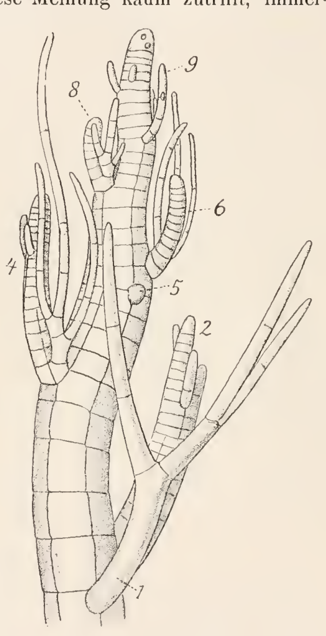


Fig. 529 n. Falkenberg. Sproßspitze von *Polysiphonia sertularioides.* Äste nach $^1/_4$ angeordnet.

Die Verteilung der verschiedenen Sproßformen ist nun aber bei den verschiedenen Arten recht verschieden. In einigen Fällen stehen an den unteren älteren Teilen der Hauptsprosse nur Langtriebe, in den oberen Regionen derselben aber nur Kurztriebe, bei anderen Arten können sodann Lang- und Kurztriebe überall „promiscue" auftreten. Das „promiscue" ist aber ebensowenig wie bei Lophothalia gleichbedeutend mit gesetzlos, denn es pflegen Kurz- und Langtriebe nach gewissen Regeln abzuwechseln, z. B. folgen bei Polys. fruticulosa u. a. auf einen Langtrieb stets zwei Kurztriebe.

Nach dem, was wir oben erwähnten, braucht kaum nochmals betont zu werden, daß Lang- und Haartriebe sich ihrer Entstehung gemäß einer und derselben genetischen Spirale einordnen, niemals haben die Trichoblasten auf der einen, die Langtriebe auf der anderen Seite eine Spezialordnung, höchstens soweit als das durch die gemeinsame Einbeziehung in eine Schraubenlinie bedingt ist.

Würden nun bei Polysiphonia wie bei Lophothalia Kurz- und Langtriebe in der bekannten einfachen Weise miteinander am Hauptsproß abwechseln, so brauchten wir nichts mehr zu berichten. Allein die Sache wird kompliziert dadurch, daß die Trichoblasten teilweise, nicht alle, aus ihrer Basalzelle Langtriebe (Fig. 529) entwickeln, ganz genau so, wie wir das bei Brogniartella verfolgt haben. So stellen die Polysiphonien gleich-

sam eine Kombination der Brogniartella- und der Lophothalia-Verzweigung dar. Das ergibt sich am besten aus Fig. 529. Sproß 1, 5, 9 sind gewöhnliche Haartriebe (5 ist wenig entwickelt). Sproß 2 entstand direkt von der Zentralachse des Hauptsprosses, Sproß 4, 6, 8 gingen aus der Basis der entsprechenden Trichoblasten hervor. Die Zahlen ergeben schon, daß in unserem wie in vielen anderen Fällen der Wechsel der verschiedenen Sprosse untereinander wiederum nicht regellos ist.

Die Trichoblasten der Polysiphonia sind meistens wie bei Brogniartella in einer transversalen Ebene verzweigt, doch zeigt sich häufig die Neigung, die Ästchen auf die Bauchseite zu verschieben.

Von den gleichnamigen Organen der früher erwähnten Gattungen weichen die Haartriebe der Polysiphonien noch dadurch ab, daß sie fast immer farblos und äußerst hinfällig sind. Oft ist schon nach Ablauf kurzer Zeit nichts von ihnen mehr übrig als die Basalzelle resp. der Sproß, welcher aus dieser hervorging (vgl. Rosenvinge). Ob eine Basalzelle, soweit sie nicht aufgeteilt ist, wiederholt Haartriebe entwickeln kann, ist nicht sicher. Nach Analogie mit Spyridia und nach gelegentlichen Beobachtungen an Polysiphonien wäre das möglich. Die Beantwortung dieser Frage würde vielleicht auch ein Licht werfen auf die andere nach der Funktion der farblosen Haarsprosse. Berthold und ich halten sie in erster Linie für Lichtschirme, Falkenberg, neuerdings auch Rosenvinge bestreiten das. Wir kommen im allgemeinen Teile des Buches darauf zurück.

Die Hinfälligkeit der meisten Haartriebe, ihr begrenztes Wachstum, verbunden mit der Entstehung von Sprossen an der Basis ist für Nägeli, Schmitz, Kny, Magnus, Rosenvinge, Falkenberg u. a. Veranlassung gewesen, von Blättern und axillärer Verzweigung, nicht von Haarsprossen zu reden, wie wir es oben taten. Zwar muß ich zugeben, daß Falkenberg die Begriffe präziser gefaßt hat als Nägeli, Schmitz u. a., und daß die Dinge äußerlich eine gewisse Berechtigung zu jenem Vorgehen geben, allein ich vermag ihnen nicht zu folgen, denn Kny, Falkenberg usw. betonen ausdrücklich, daß die basalen Sprosse der Haartriebe seitlich an der betreffenden Stelle entstehen. Demnach möchte ich sie ansprechen als Seitenzweige der Haarsprosse, und zwar als verspätete Bildungen, welche etwa den nach Entwicklung der Perizentralen erscheinenden endogenen Zweigen vieler Rhodomelaceen, die wir auch für normal halten, oder den Langtrieben der Spyridia physiologisch an die Seite gestellt werden können. Die Entwicklungsgeschichte scheint mir diese Auffassung zu bestätigen und ebenso die in Fig. 528, *5* illustrierte Tatsache, daß gar nicht so selten zwei Äste in alternierender Anordnung produziert werden. Auch die unten für Bostrychia radicans u. a. zu schildernden Sproßbildungen können herangezogen werden.

Die Basis von Kurztrieben ist ohnehin vielfach zur Neubildung z. B. von Rhizoiden befähigt und für Batrachospermum, Wrangelia u. a. ist schon wiederholt erwähnt, daß aus dieser Basis der Wirtelzweige Langtriebe hervorgehen.

Nach dieser Auffassung gleichen die Haarsprosse Phyllocladien und es läge eine Imitation von Tragblatt und Achselsproß vor, etwa wie bei Sargassum, Sphacelariaceen usw.

Nun führt Falkenberg selbst die „Blätter" der Brogniartellen und Polysiphonien auf die monosiphonen Kurztriebe der Lophothalien zurück und insofern würde es sich einfach um eine Frage der zweckmäßigen oder unzweckmäßigen Benennung handeln, allein die Sache geht doch wohl etwas tiefer. Denn Falkenberg diskutiert z. B. die Frage, ob ursprünglich

überall eine Kombinierung von „Tragblatt“ und Achselsproß vorhanden gewesen sei und ob im speziellen Fall bald das eine, bald das andere Organ abortiere. Legen wir unsere Auffassung zugrunde, so ist leicht verständlich, daß in einem komplizierten Sproßsystem bald die eine, bald die andere Form von Zweigen, bald eine Kombination beider entstehen könne.

Und ferner: Falkenberg und seine Vorgänger lassen die Sexualorgane bei einigen Gattungen an „Sprossen“, bei anderen an „Blättern“ entstehen, wie das noch in einem späteren Kapitel zu berichten sein wird. Das will mir nicht einleuchten. Mir scheint es leichter verständlich, zu sagen, daß alle Sprosse Sexualorgane erzeugen können, mögen sie sonst auch in den verschiedensten Richtungen differenziert sein.

Das Vorstehende war niedergeschrieben, als mir die bereits einige Male erwähnte Arbeit von Rosenvinge in die Hand kam. Auch er verwirft den Ausdruck „Blatt“ für die Rhodomelaceen, über die „Achselsprosse“ äußert er sich kaum.

Mit der geschilderten Differenzierung bei den Polysiphonien ist die Mannigfaltigkeit in dieser Gruppe noch längst nicht erschöpft; alle Formen zu erwähnen, ist schier unmöglich, deshalb weise ich nur auf einige wenige hin.

Bei Bryothamnion u. a. sind die Langtriebe in kurze Dornen umgewandelt, bei Pithyopsis werden die Trichoblasten blattähnlich verbreitert, bei Heterocladia verbreitern sich die Hauptsprosse gewaltig, bilden dann aber normal gebaute Seitensprosse. Besonders häufig ist eine Berindung d. h. eine Teilung und Vermehrung der Perizentralen nach außen hin; wie das schon in Fig. 526 gezeichnet wurde. So bei Rhodomela. In nordischen Meeren weit verbreitet, weicht sie im Habitus kaum von einer derben Polysiphonia ab. Sie bildet besonders an den Zweigenden Haarsprosse, welche farbig, aber hinfällig sind. Eine Sproßbildung auf der Basis der haarförmigen Kurztriebe findet nicht statt, alle seitlichen Organe (Lang- und Kurztriebe) gehen auf Anlagen am Scheitel zurück, wie bei Lophothalia.

Odonthalia ist eine auffallend abgeflachte Rhodomelee, sie bildet Flügel dadurch, daß zwei opponierte Reihen von Perizentralen sich ausgiebig teilen. Näheres bei Falkenberg.

b) Chondrieae.

Die einfachsten Chondrieen, wie Chondria tenuissima (Fig. 530, *1*), schließen sich, wie aus den zahlreichen Abbildungen Thurets und den Untersuchungen Falkenbergs hervorgeht, zwanglos an die Polysiphonien an und zwar an diejenigen, welche eine verstärkte Rindenbildung durch Teilung der Perizentralen erzielen.

Die Sprosse der Chondrieen sind mit Vorliebe etwas aufgeblasen und bei Coeloclonium opuntioides sehen wir sogar tonnenförmig erweiterte Glieder mit zwischenliegenden Einschnürungen. Solche mehr oder weniger starke Auftreibungen bedingen es wenigstens zum Teil, daß die Spitzen der Sprosse in eine Grube versenkt zu sein pflegen (Fig. 530, *2*).

Die Scheitel zeigen in Bau und Teilung nichts abweichendes; nicht weit von ihnen entfernt aber sieht man, daß die ganz nach den Vorschriften berindeter Polysiphonien (Fig. 526, *6*, *7*) gebildeten Zellen auseinander weichen und daß Bilder entstehen (Fig. 530, *2*, *3*), welche lebhaft an Lemanea u. a. (Fig. 530, *3*) erinnern.

Nichts scheint mir netter die Richtigkeit der Schmitzschen Auffassung von der Fadenstruktur der meisten Florideen zu bestätigen, als ein Vergleich von unserem Schema Fig. 526, *7*, *6* mit der Fig. 530, *2*, *3*.

Die Perizentralen der Chondrien strecken sich eben zu langen Zellen (Basalzellen *bz* Fig. 530, *2*, *3*) und diese bilden einen fünfgliederigen Quirl, dessen einzelne Glieder ganz regelmäßig vier Zellen an der Spitze tragen, und letztere wieder liefern kurze Elemente, die dann zur Rinde (Außenrinde) fest zusammenschließen. Wie es bei Rhodomeleen Brauch, werden sie durch sekundäre Tüpfel verkettet.

Die Trennung der Basalzellen usw. von einander bleibt bei Coelocloniun auch im Alter bestehen, ja sie geht noch weiter, indem die Sprosse blasig anschwellen und damit Basalzellen und Zentralachse wenigstens partiell zerreißen, wie wir das längst für andere Formen kennen. Die Rinde wird dann mehrschichtig.

Bei Chondria aber, speziell bei Chondria dasyphylla, ist das anders, da schwellen viele der getrennten Zellen erheblich an, berühren sich wieder

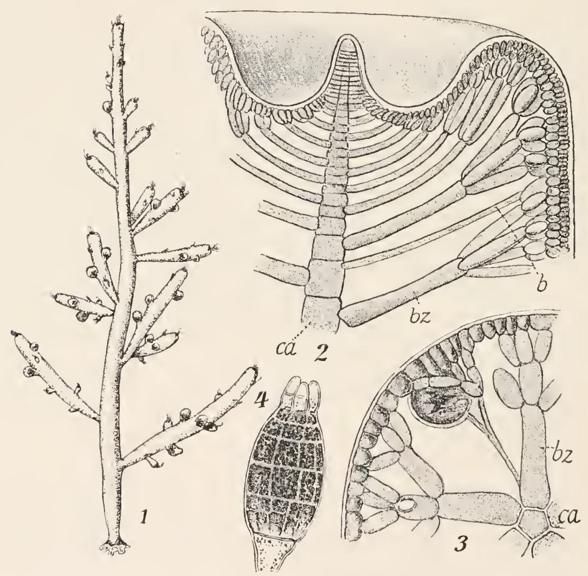


Fig. 530 n. Thuret, Falkenberg u. Börgesen. *1 Chondria dasyphylla*, Sproß. *2 Chondria tenuissima;* Längsschnitt einer Sproßspitze. *3* Querschnitt eines Sprosses. *ca* Zentralachse, *bz* Basalzellen. *4* Keimling.

und die perizentralen (basalen) Zellen werden gar durch sekundäre Tüpfel nachträglich vereinigt.

Daß Hyphen gelegentlich eine nennenswerte Rolle spielen, indem sie die gebildeten Hohlräume durchwachsen, sei nebenbei erwähnt und im übrigen unter Bezugnahme auf Falkenberg darauf hingewiesen, daß noch mancherlei interessante Einzelheiten in dieser Gruppe zur Beobachtung kommen.

Die Verzweigung geht von den Basalzellen haarartiger Kurztriebe aus, die zwischen den normalen Wirteln gebildet werden. Die basale Zelle derselben wird bei der Trennung der Rindenzellen lang ausgezogen (*b* Fig. 530, *2*) und läßt die Anlage eines Langtriebes dort entstehen, wo sie in die Außen-

rinde mündet. Diese Sprosse sind danach der Außenrinde nur lose eingefügt, sie werden aber durch Hyphen, welche aus ihrer Basis hervorwachsen, in dem älteren Sproß verankert.

Eine kriechende, dorsiventrale Chondria von Lebermoosform ist die Herpochondria.

c) Laurencieae.

Zu den Chondrieen offenbar in naher Beziehung stehen die Laurencieen. FALKENBERG weist unter Korrektur älterer NÄGELIscher Angaben darauf hin, daß in beiden Gruppen der Aufbau wesentlich übereinstimme, selbst die Einsenkung des Vegetationspunktes wird kopiert (Fig. 531). Und doch ist ein wesentlicher Unterschied dadurch gegeben, daß die Scheitelzelle dreiseitig (tetraedrisch) ist. Sie ragt wie ein Wärzchen in die Scheitelgrube hinein. Die schiefe Lage einer Teilungswand ist aus Fig. 531, *4* ersichtlich. Die beiden anderen liegen den für Moose usw. bekannten Regeln entsprechend. Ähnlich wie bei vielen Vertretern der letztgenannten Gruppe liegen die abgeschnittenen Segmente nicht genau nach $^1/_3$ in drei Längszeilen, sondern durch eine geringe seitliche Neigung der Segmentierungswände kommen Divergenzen von $^3/_8$, $^4/_{11}$ usw. zustande.

Jedes Segment produziert einen Haarsproß, und zwar geht derselbe aus der Zelle *h* (Fig. 531, *4*) hervor, welche vom Segment abgegliedert wurde. Der übrige Teil des Segmentes zerfällt in eine innere und eine äußere Zelle. Die äußere liefert die Rinde, die innere dagegen entspricht den axilen Zellen der normalen Polysiphonien usw. FALKENBERG begründet das ausführlich und weist darauf hin, daß die soeben geschilderten Vorgänge wohl ableitbar seien von den Prozessen, welche sich bei typischen Rhodomelaceen im Scheitel abspielen; man braucht nur anzunehmen, daß die bei Bildung von Seitensprossen ohnehin schon häufig schräg gestellten Wände schließlich so schief stehen, daß sie nicht mehr die Längswand, sondern eine Querwand treffen.

Da die Haarsprosse der Laurencien in üblicher Weise Langtriebe zu liefern imstande sind, zeigen die meisten Arten eine allseitige Verzweigung. Eine Ausnahme macht Laurencia pinnatifida (Fig. 531). Hier entwickeln sich die Haartriebe ebenso wie bei den anderen Arten; Langtriebe bilden aber nur diejenigen unter ihnen, welche in zwei opponierte Orthostichen zu liegen kommen.

Eine durch Parasitismus reduzierte Laurenciee ist die vom Grafen SOLMS entdeckte Janczewskia, s. unter Parasiten.

Die Keimlinge der Laurencia pinnatifida (Fig. 531, 2) gleichen in den ersten Stufen durchaus denen der Polysiphonia, gehen dann allerdings bald in die für die Gattung charakteristische Form über.

d) Dasyeae.

Die Dasyeen (Dasya, Heterosiphonia, Dasyella, Dasyopsis) besitzen in ihren typischen Vertretern einen Habitus, der nicht übermäßig weit von dem größerer Polysiphonien abweicht, und doch sind die fraglichen Formen unschwer erkennbar an den langen, büscheligen Kurztrieben, welche, bei monosiphonem Aufbau, gefärbt und ausdauernd sind (Fig. 532, *1*).

Der prinzipielle Unterschied der Dasyeen von allen übrigen Rhodomeleen aber liegt in ihrem sympodialen Aufbau. Die bilateralen resp. dorsiventralen Heterosiphonien geben darüber den besten Aufschluß. Der Scheitel dieser Pflanzen (Fig. 532, *2*, *3*) scheint auf den ersten Blick kaum von dem

einer Polysiphonia abzuweichen, eingehende Betrachtung aber zeigt, daß der in Fig. 532, *3* mit *10* bezeichnete Sproß nicht etwa das monopodial entwickelte Endglied der ganzen Reihe ist, sondern daß er nur den Seitensproß von *9* darstellt, welch letzteren er zur Seite drängte. Die Einzelheiten ergeben sich noch besser aus Fig. 532, *2*. Der momentan an der Spitze stehende Sproß *9* besteht aus einer Scheitelzelle und zwei Segmenten; aus dem oberen Segment entwickelt er den Seitensproß *10*, welcher schon auf ganz jungen Stufen in der kräftigen Entwicklung die auf Verdrängung des Muttersprosses gerichteten „Tendenzen" zu erkennen gibt. Wie *10* als Seitensproß an *9*, ist *8* an *7*, *7* an *6* usw. entstanden und es ergibt sich klar, daß auf diesem Wege ein Sympodium entstehen muß, an dessen Aufbau sich bei Heterosiphonia einmal das sterile (*st*) und außerdem das astbildende Segment eines jeden Sprosses beteiligen, während die Spitzen seitwärts geschoben werden. Die Schraffierung der Fig. 532, *2*, *3* dürfte das hinreichend markieren.

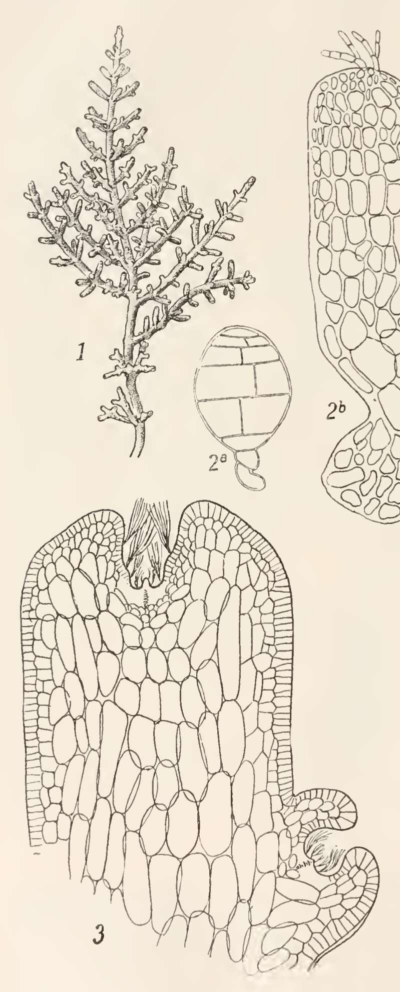


Fig. 531 Orig. u. n. Falkenberg u. Kylin. *1 Laurencia obtusa;* Zweig. *2 Laur. pinnatifida*; Keimlinge. *3 Laur. obtusa;* Längsschnitt eines Sprosses. *4* Längsschnitt des Scheitels von *Laur. papillosa. ca* zentrale Achse, *v* Scheitelzelle, *h* „Haarzelle".

Die Sproßabschnitte, welche das Sympodium aufbauen, erfahren

Längsteilungen und bilden damit Perizentralen. Später werden diese auch meistens noch mit einer dichten Hülle von Rhizoiden umschlossen. Die

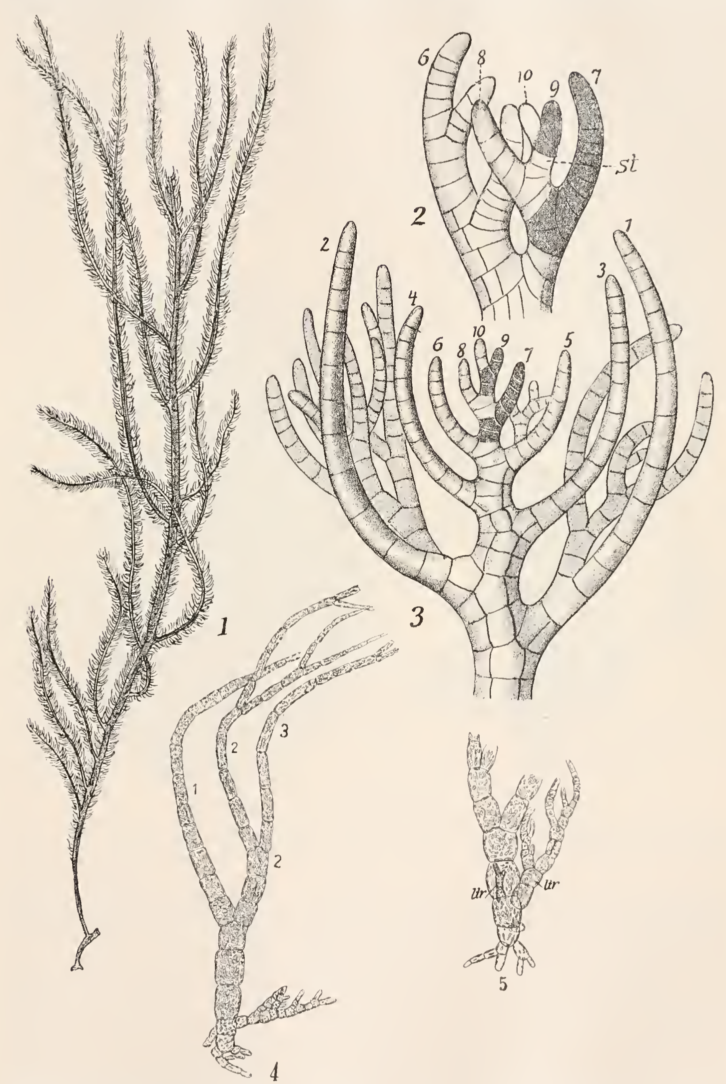


Fig. 532 n. KÜTZING, FALKENBEG u. KYLIN. *1 Dasya elegans*; Habitusbild. *2 Heterosiphonia Berkeleyi;* Sproßspitze. *3 Heterosiphonia Wurdemanni Bail;* Sproßspitze. *4—5 Dasya arbuscula;* Keimlinge. Die Zahlen geben die Entwicklungfolge der Sprosse. *st* steriles Segment, *ltr* Langtriebe.

bei Seite geschobenen Spitzen der Sprosse verzweigen sich mehrfach und zwar dorsiventral. Später treten freilich Verschiebungen ein, und dann haben wir Astbüschel, welche höchstens an der Basis mit Perizentralen versehen sind — das sind dann die oben erwähnten monosiphonen, farbigen Haare.

Dasya und Heterosiphonia unterscheiden sich dadurch, daß bei letzterer die Sprosse nur nach rechts und links, also in einer Ebene seitwärts verschoben werden, während bei ersterer eine allseitige Verschiebung und Anordnung statt hat.

Die mit den verschiedenen Zahlen bezeichneten Sprosse der Fig. 532, *3* werden nicht immer zu monosiphonen, wenig oder gar nicht verzweigten Fadenreihen, bisweilen entstehen aus ihnen (Fig. 532, *3*) lange Sympodien, die sich genau so verhalten wie die älteren Scheinachsen. Bei Heterosiphonia stehen alle solchen Sympodien einseitig dorsal (Fig. 532, *3*), bei den Dasyen aber ist das nicht der Fall, und so kommen schließlich

Fig. 533 n. FALKENBERG. *1 Thuretia quercifolia;* Habitusbild. *2 Dictyurus purpurascens;* Habitus.

Bildungen zustande, welche Brogniartellen, Polysiphonien usw. einschließlich der basalen Verzweigung weitgehend gleichen. Die Entwicklungsgeschichte indes belehrt stets über die andersartige Entstehung.

Dasyopsis bildet an seinen vegetativen Teilen nirgends mehr Perizentralen aus, sie begnügt sich damit, aus den Zellen der axilen usw. Reihen einzelne Zellchen herauszuschneiden, welche zu berindenden Hyphen werden.

Sie ist auf einer primitiven Stufe stehen geblieben, oder in eine solche zurückgeschlagen. Die Keimlinge nämlich von Dasya, welche KILLIAN zog (Fig. 532, *4*, *5*), sind aufrechte, mit Rhizoiden angeheftete Gebilde, welche anfangs einreihig sind, dann aber sich sympodial verzweigen — in Fig. 532, *4* ist *1* der Hauptsproß, *2* der Seitensproß, welcher ersteren zur Seite drängte.

Die Sprosse an der Basis der Keimlinge sind wohl die Anlagen der Langtriebe (Fig. 532, *5 ltr.*). Hierher dürfte auch die parasitische Calycodasya zu zählen sein (Mc. Fadden).

Modifizierte Dasyeen sind Thuretia und Dictyurus, besonders ausgezeichnet durch die Netzbildungen, welche an Boodlea, Struvea, Microdictyon unter den Siphoneen erinnern. Thuretia bildet flache, eichenblattartige Körper (Fig. 533, *1*), zusammengesetzt aus derberen blattrippenähnlichen Hauptsympodien und zahlreichen zarteren Nebensympodien, welch letztere in der mannigfaltigsten Weise netzig miteinander verwachsen sind.

Dictyurus ist nicht flach, sondern vier- resp. achtseitig, d. h. zwischen vier großen Längskanten treten vier kleinere, schwächere hervor (Fig. 533, *2*). Alle Einzelheiten des Aufbaues kann ich unmöglich schildern, ich muß auf Falkenberg verweisen, welcher auch die älteren Autoren Bory und Agardh würdigt. Ich will nur erwähnen, daß die Netze, ähnlich wie bei Martensia durch Verkettung kurzer Seitensprosse entstehen.

Als Netzalge mag Halodictyon an dieser Stelle erwähnt sein (Fig. 534), selbst auf die Gefahr hin, daß es später einmal zu den Delesseriaceen definitiv versetzt wird, wie Falkenberg befürwortet. Die Gesamtumrisse des Netzes sind zylindrische. Dasselbe baut sich auf aus monosiphonen Fäden, welche (Fig. 534) nach allen Richtungen hin miteinander in Verbindung stehen. Das Wachstum geht aus von einem Vegetationspunkte, welcher am Oberende des Ganzen eingesenkt liegt. Doch sind alle Einzelheiten der Entwicklung noch nicht festgestellt (s. Falkenberg). Die Einzelfäden sind dauernd monosiphon. Nur wenn die Tetrasporenbildung usw. beginnt, treten kurze Sprosse mit vier Perizentralen auf, welche nach außen frei endigen.

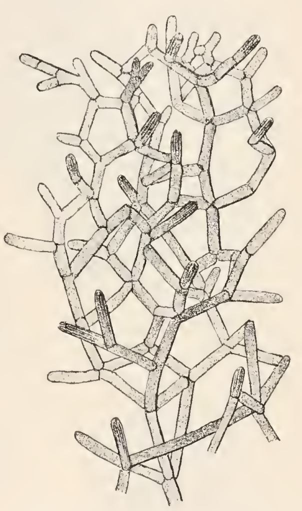


Fig. 534. *Halodictyon mirabile* Zan. n. Falkenberg.

e) Bostrychieae.

Unter den Bostrychien behandeln wir nur die rein monopodiale Gattung Bostrychia (Fig. 535) und verweisen wegen der sympodialen Wilsonaea auf Falkenberg.

Die meisten Arten der Gattung leben im Brackwasser der Tropen. Über ihre Einwanderung in das Süßwasser soll in einem späteren Kapitel berichtet werden.

Die Sprosse der Bostrychien zeichnen sich dadurch aus, daß sie an ihrer Basis meist eine größere Zahl von Perizentralen besitzen als in den oberen Regionen, ja die Spitzen sind meistens auf mehr oder weniger lange Strecken monosiphon, also ohne jede Perizentralbildung. Damit erinnern sie an die Sprosse der Dasyeen. Die Perizentralen erfahren zwecks Berindung in ganz ähnlicher Weise Teilungen wie diejenigen von Rhodomela, nur mit dem Unterschiede, daß die Perizentralen nebst den aus ihnen hervorgehenden Rindenzellen der Basis der Zentralzelle angeheftet sind und von dieser gleichsam nach oben wachsen. Der Unterschied ist aus einem Vergleich von Fig. 526, *7*, S. 310 und Fig. 535, *3* leicht ersichtlich.

Die Sproßsysteme der Bostrychien sind bisweilen nur aufsteigend, d. h. die Basis liegt dem Substrat auf, während die übrigen Teile sich über dasselbe erheben, nicht selten aber kommen auch Formen vor, welche mit den Hauptsprossen dem Substrat ganz aufliegen und nur Seitensprosse nach aufwärts senden (Fig. 535, *2*). Dorsiventralität ist demnach häufig stark ausgeprägt, häufig nur in einer schwachen Einrollung der Scheitel angedeutet. Die Seitensprosse stehen in zwei Reihen bisweilen ganz auf den Flanken (Fig. 535, *1*), bisweilen stark dorsal verschoben (Fig. 535, *2*). Fast gewinnt es nach Andeutungen bei den Autoren den Anschein, als ob die Dorsiventralität mehr oder weniger weitgehend von außen könnte induziert werden.

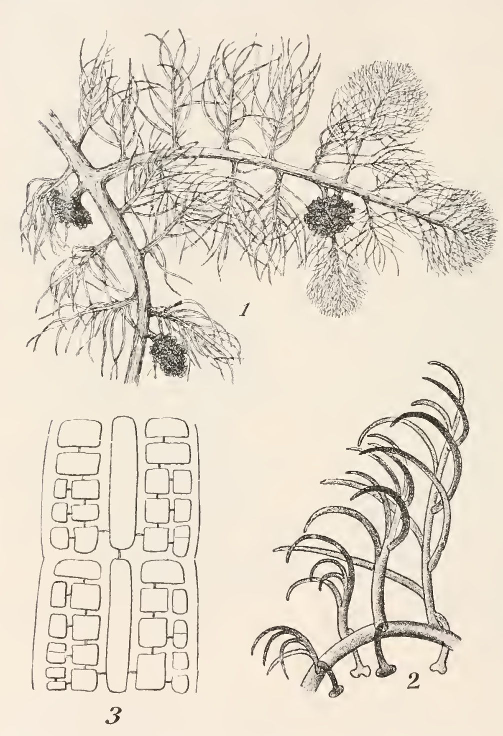


Fig. 535 n. FALKENBERG u. BÖRGESEN. *1 Bostrychia tenella*; Sproß. *2 Bostr. radicans*; Sproßstück. *3 Bostr. vaga*; Sproßstückchen im Längschnitt.

Man wird im allgemeinen geneigt sein, die Bostrychien, schon auf Grund ihrer Lebensweise, als vegetativ reduzierte Formen zu betrachten; sind sie das nicht, dann stehen sie den primitivsten Gruppen der Rhodomelaceen recht nahe und würden von dem Bindeglied, welches man zwischen Callithamnien und Ceramien einerseits, den Polysiphonien andererseits konstruieren möchte, vielleicht nur durch ihre dorsiventralen Neigungen abweichen.

Über die Haftorgane siehe in einem späteren Kapitel.

++ Dorsiventrale Rhodomelaceen.

An die Gruppen der radiären Lophothalien und Polysiphonieen schließen sich noch zahlreiche Formen mit meist ausgeprägt dorsiventralem Bau an. Die Sprosse derselben sind in den niederen Gliedern dieser Reihen gerundet, bei den höheren aber werden sie häufig auf ganz verschiedene Weise zu breiten Flächen ausgestaltet, welche bei den Pollexfenien einerseits, den Amansien, Dictyoneuren usw. andererseits zu dem eigenartigsten gehören, was in der ganzen Florideengruppe auftritt.

f) Pterosiphonieae.

Pterosiphonia pennata Roth (Fig. 536, *1*) ist eine der einfachsten und der Polysiphonia ähnlichsten Formen. Der kriechende Hauptsproß erzeugt aufrechte Seitenzweige, welche alternierend zweizeilige Äste tragen. Die meisten von diesen stellen Kurztriebe dar, einige aber werden Langtriebe. Pterosiphonia parasitica geht schon einen Schritt weiter (Fig. 536, *2*). Die aufrechten Sprosse lassen bei wiederholter Verzweigung die einzelnen Triebe

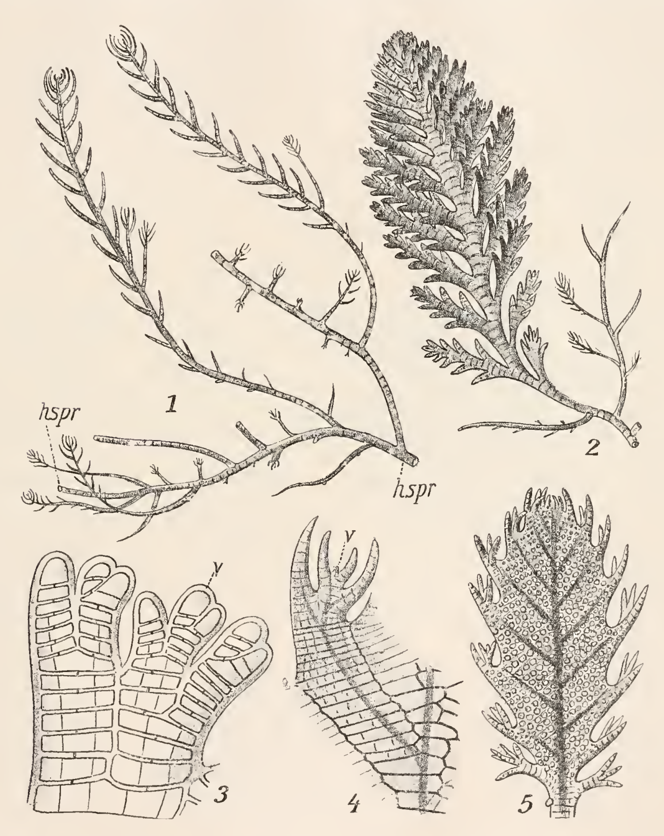


Fig. 536 n. Falkenberg. *1 Pterosiphonia pennata* Rth. *hspr* Kriechender Hauptsproß. *2 Pterosiph. parasitica* Roth. *3 Pterosiph. complanata;* Sproßscheitel. *v* Scheitelzelle des Hauptsprosses. *4 Dictymenia Sonderi*; Stück einer „Laubfläche“. *5* Dies.; ganzer Sproß.

an ihrer Basis verschmelzen, und so resultiert ein schön fiederig verzweigter, aufrecht stehender, blattähnlicher Sproß. Die Verwachsung der Seitenspressa untereinander und mit ihrem Muttersproß steigert sich bei Pt. complanate und erst recht bei Symphyocladia, wo direkt lebermoosartige Gebilde zustande kommen, oder bei Dictymenia, die ein Laubblatt imitiert (Fig. 536, *5*).

Bei den soeben genannten Gattungen liegt von Anfang an eine alternierend zweizeilige Verzweigung vor, bei Aphanocladia dagegen tritt uns am Scheitel eine Anordnung der Seitenglieder nach $^1/_4$ entgegen. Wenn hier trotzdem Gebilde zustande kommen, die mit ihren alternierend zweizeiligen Ästen den Pterosiphonien sehr ähnlich sind, so erklärt sich dies aus der Tatsache, daß von den vier Längszeilen der Zweige zwei unentwickelt bleiben; sie sind nur als kleine rhombische Zellen erkennbar.

Über die Verwachsung der Polysiphonia-ähnlichen Fäden zu jenen Flächen berichten wir einiges weiter unten (s. Pollexfenieen) und bemerken hier nur, daß die blattähnlichen Gebilde ihre Entstehung nicht bloß in der Zellanordnung, sondern auch in ihrer „Bezahnung" zu erkennen geben; bei Dictymenia z. B. stellt jeder Zahn der Laubfläche einen im Wachstum stehen gebliebenen Vegetationspunkt (Fig. 536, *4*) dar.

g) Herposiphonieae.

Die Herposiphonia wurde wegen ihres dorsiventralen Scheitels schon früh von Nägeli, später von Goebel, Ambronn, Falkenberg untersucht. Wir folgen der Darstellung des letzteren, die einige ältere irrige Angaben berichtigte.

Herposiphonia tenella sitzt auf Posidonien, Caulerpen usw. Die Hauptsprosse kriechen über das Substrat hin (Fig. 537, *1*) und bilden auf ihren Flanken gleichfalls kriechende Langtriebe (*ltr*), auf dem Rücken dagegen entwickeln sie aufrechte mit Haaren versehene Kurztriebe (*ktr* Fig. 537, *1*), und auf der Bauchseite endlich treten Rhizoiden hervor, welche sich in Berührung mit dem Substrat saugnapfartig verbreitern (Fig. 537, *4*). Wie bei vielen dorsiventralen Organen ist der Scheitel (und zwar nach aufwärts) eingerollt (Fig. 537, *1*, *2*) oder doch eingekrümmt. Jedes von der Scheitelzelle gebildete Segment produziert ein Seitenglied, dessen Stellung zu den Nachbarn Schema 537, *3* wiedergibt, in welchem mit *a* und *α* die dorsalen Kurztriebe, mit *b* und *β* die lateralen Langtriebe bezeichnet sind. Danach folgt auf drei teils rechts, teils links gestellte Kurztriebe abwechselnd rechts und links ein Langtrieb. Die Kurztriebe tragen am Ende einige schraubig gestellte Haartriebe; an den kriechenden Langtrieben werden solche niemals entwickelt. Das gilt für Herposiphonia tenella, andere Arten der Gattung haben etwas andere Stellungsverhältnisse, doch bleibt die Dorsiventralität stets gewahrt.

Wie Kurz- und Langtriebe zu den Perizentralen der Hauptachse gestellt sind, zeigt dann noch Fig. 537, *4*. In summa finden wir fünf perizentrale Zellen. Die zwei ventralen liefern Haftorgane. Die Langtriebe entspringen zwischen den lateralen und ventralen Zellen. Die Kurztriebe entstehen jeweils rechts und links von der dorsalen Reihe (vgl. auch den Scheitel Fig. 537, *2*).

Dipterosiphonia bildet an seinem dorsiventralen Scheitel die Äste nach Schema 537, *8* aus (vgl. auch Fig. 537, *6*). Danach kann man Astpaare unterscheiden, welche mit einander alternieren, ein *ab*-Paar wechselt mit einem *αβ*-Paar regelmäßig ab; die *a*(*α*) Sprosse stehen annähernd dorsal, die b(*β*)-Sprosse dagegen lateral. Die Bauchseite entwickelt wieder Rhizoiden. In jedem Paar wird nun der ältere basiskope Sproß (a, *α*) zu einem Kurztrieb, der jüngere dagegen (b, *β*) zu einem Langtrieb, wenigstens bei Dipt. rigens (Fig. 537, *7*). Die Kurztriebe sind hier aufgerichtet, die Langtriebe kriechen und sind reich verzweigt. Bei Dipt. heteroclada dagegen (Fig. 537, *5*) sind sowohl die *aα*-Sprosse als auch die *bβ*-Sprosse niederliegend, doch sind die ersteren kurzdornig, die letzteren größer und gefiedert.

Die Fiederzweige haben in der Regel ein begrenztes Wachstum, doch zeigen einige von ihnen andauerndes Längenwachstum und damit ein Verhalten wie die Muttersprosse.

An die Herposiphonieae reihe ich einige Formen, wie Ctenosiphonia, Ophiocladus und Lophosiphonia. FALKENBERG schließt dieselben von der Gruppe der Herposiphonien aus, ohne sie einer anderen einzureihen.

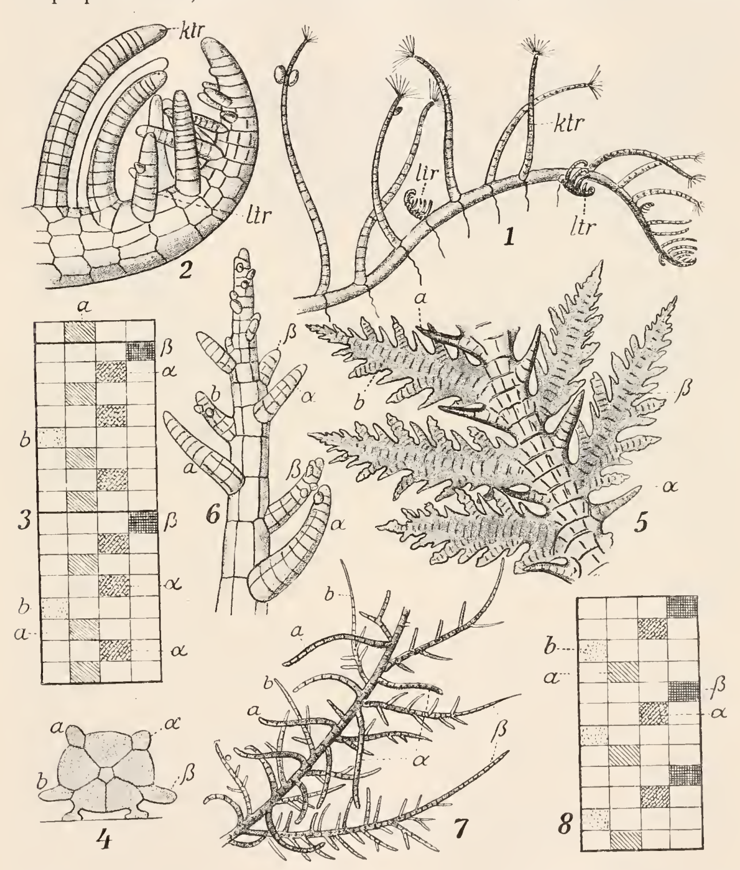


Fig. 537 n. FALKENBERG. *1—4 Herposiphonia tenella*; *1* Kriechender Sproß, *2* Scheitel eines solchen von der Seite, *3* Schema der Astverteilung, *4* Querschnitt des Sprosses. *5 Dipterosiphonia heteroclada*. *6—8 Dipterosiphonia rigens*; *6* Scheitel von oben, *7* Habitusbild (Sproßstück), *8* Schema der Zweigverteilung. *a*, *α*, *b*, *β* Korrespondierende Äste (s. Text). *ltr* Langtrieb, *ktr* Kurztrieb.

h) Placophora und Pollexfenia.

Pollexfenia und Placophora (Fig. 538, *3*) waren lange Zeit nur in Gesalt flacher Sprosse bekannt. FALKENBERG, sowie auch GOEBEL

fanden die Keimpflanzen, nachdem schon Angaben von AGARDH, ASKENASY u. a. über die erwachsenen Pflanzen gemacht waren. Eine junge Placophora ist von einer jungen Polysiphonia kaum zu unterscheiden (Fig. 538, *2*); erst nach Erreichung eines gewissen Alters entwickeln sich an der Basis des keulenförmigen aufrechten Sprößchens (Fig. 538, *2*) exogen flache Scheibchen, welche größtenteils dem Substrat aufliegen und sich später zu gelappten Sprossen (Fig. 538, *3*) ausgestalten, die größere Algen krustig überziehen (Fig. 538, *1*). Ober- und Unterseite sind an den Krusten deutlich unterscheidbar.

Auch der Keimling von Pollexfenia ist vertikal, die aus seiner Basis entspringenden Seitensprosse liegen für eine kurze Strecke dem Substrat auf, erheben sich dann aber über dasselbe und, während sie unten schmal und dabei dorsiventral sind, verbreitern sie sich nach oben erheblich zu stark gelappten Gebilden von bilateralem Bau (Fig. 538, *4*).

Ein Vergleich mit Ptero- und Dipterosiphonien usw. läßt keinen Zweifel darüber, daß auch sie als Polysiphoniasprosse aufgefaßt werden müssen, welche in einer Ebene verwachsen sind.

Die bei jenen Anfangsgliedern der Reihe noch lockere Verbindung wird bei Pollexfenia und Placophora zu einer festen Vereinigung, die in üblicher Weise als kongenitale Verwachsung bezeichnet werden mag. Es resultiert eine Scheitelkante, vergleichbar derjenigen von Ralfsia, Coleochaete scutata, Padina u. a. Bei den Pterosiphonien einfachster Art beschränken sich die Verwachsungen auf die Basis der Äste; sie bestehen nur darin, daß die Perizentralen der unteren Astsegmente einseitig entwickelt sind. Jene fehlen dort, wo der Seitenzweig dem Hauptsproß angedrückt wird. Bei Pterosiphonia complanata sieht man (vgl. Fig. 536, *3*) bereits eine weiter gehende Vereinigung der Seitensprosse, und zudem macht sich hier eine etwas modifizierte Teilung der Scheitelzelle bemerkbar (Fig. 538, *5*). Die Segmentierungswand (*sw*) liegt stark seitlich geneigt, und die Querwand (*qw*), welche die Astanlage (*a*) vom Segment trennt, fällt ziemlich weit nach innen. Die Folge davon ist, daß sich die Seitensprosse gleichsam am Hauptsproß entlang schieben (Fig. 538, *3*) und mit ihm wenigstens zum großen Teil dauernd in Verbindung bleiben.

Die bei Pterosiphonia noch getrennten Scheitelzellen der Haupt- und Seitensprosse sind dann bei Pollexfenia, Placophora u. a. zu einer gleichmäßigen Kante fest vereinigt. Die Zusammensetzung ist aus Schema 538, *6* sofort klar.

Die Zellen *v* (Fig. 538, *6*) sind die Scheitelzellen der relativen Hauptsprosse, die durch schräge Wände von ihnen abgegliederten Zellen *a* sind die Anfänge von Seitensprossen. Sie gliedern sich zunächst durch einfache Querwände, sobald aber aus ihnen ein Seitenzweig höherer Ordnung gebildet werden soll, tritt auch eine schräge Wand auf (Fig. 538, *6* rechts).

Ist unsere Auffassung richtig, so müssen die axilen Zellreihen (die Zentralzellen) der Polysiphonien auch noch an den Flachsprossen der Pollexfenien und Placophoren nachweisbar sein. Tatsächlich lassen die letzteren schon bei ganz geringer Vergrößerung eine Art Nervatur erkennen (Fig. 538, *4*), und Querschnitte (Fig. 538, *8*) weisen nach, daß in jedem „Nerven“ immer eine zentrale Zelle gefunden wird, umgeben von ihren Perizentralen. Nähere Untersuchung ergibt dann noch, daß die Perizentralen an den seitlichen Verwachsungsstellen benachbarter Äste nicht oder nur wenig entwickelt werden, während sie natürlich gegen die Flächen hin voll zur Geltung kommen. Wo die laubartigen Flächen dorsiventral sind (Placo-

phora) kann die Zahl der Perizentralen auf der Unterseite geringer sein als auf der Oberseite (Fig. 538, *8*).

Die Berechtigung, die in Rede stehenden flachen Sprosse von normalen Polysiphonien herzuleiten, ergibt sich schließlich noch aus der Tatsache, daß, wenigstens bei Pollexfenia, auf beiden Flächen Sprößchen angelegt werden (Fig. 538, *6 spr*), welche meist nur eine geringe Entwicklung

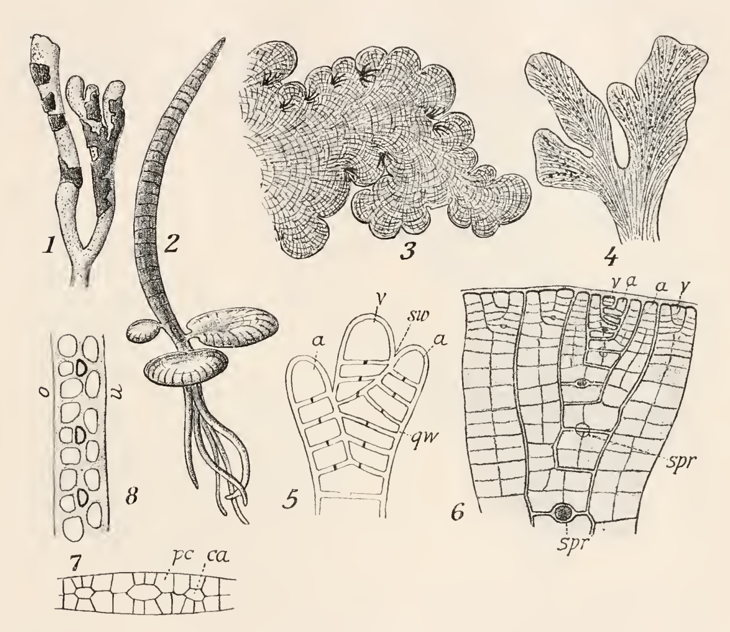


Fig. 538 n. Falkenberg u. Goebel. *1* Zweig von *Codium* mit *Placophora Binderi*. *2* Keimling von *Placophora* mit jungen Scheiben. *3* Ältere Kruste von ders. *4* Flacher, aufrechter Sproß von *Pollexfenia pedicellata*. *5* Scheitel von *Pterosiphonia complanata*. *6* Schema der Zell-Anordnung bei *Pollexfenia*. *7* Querschnitt des Sprosses von *Symphyocladia*. *8* Dass. von *Placophora*. *ca* Zentralachse, *pc* Perizentralen, *spr* Sprößchen, *v* Scheitelzellen, *a* Äste, *sw* Segmentwand, *qw* Trennungswand des Astes vom Segment, *o* oben, *u* unten.

erfahren, vielfach aber auch zu Trägern der Sexualorgane werden. Auch bei Placophora u. a. können die liegenden Flächen späterhin wieder „Polysiphoniasprosse" produzieren, welche Fortpflanzungsorgane tragen.

i) Polyzonieae.

An Pollexfenia, Placophora u. a. reihen sich die Polyzonieen insofern an, als auch sie alle zunächst einen kurzen vertikalen Hauptsproß produzieren, von welchem dann seitlich exogen dorsiventrale Zweige entsandt werden. Diese erst machen die Hauptmasse der fraglichen Pflanzen aus.

Bei Euzoniella ist der Hauptsproß (Fig. 539, *2*) an der Basis gerundet, oben flach. Aus dem zweituntersten Segment desselben entspringt seitlich

ein Zweig und dieser nimmt dann, auf dem Substrat hinkriechend, die in Fig. 539, *3* wiedergegebene Form an.

Ein Querschnitt des kriechenden Hauptsprosses zeigt sechs Perizentralen, drei nach oben, drei nach unten gekehrt (Schema 539, *4*). Die mittlere untere produziert die Haftorgane. Eine Revision des Scheitels

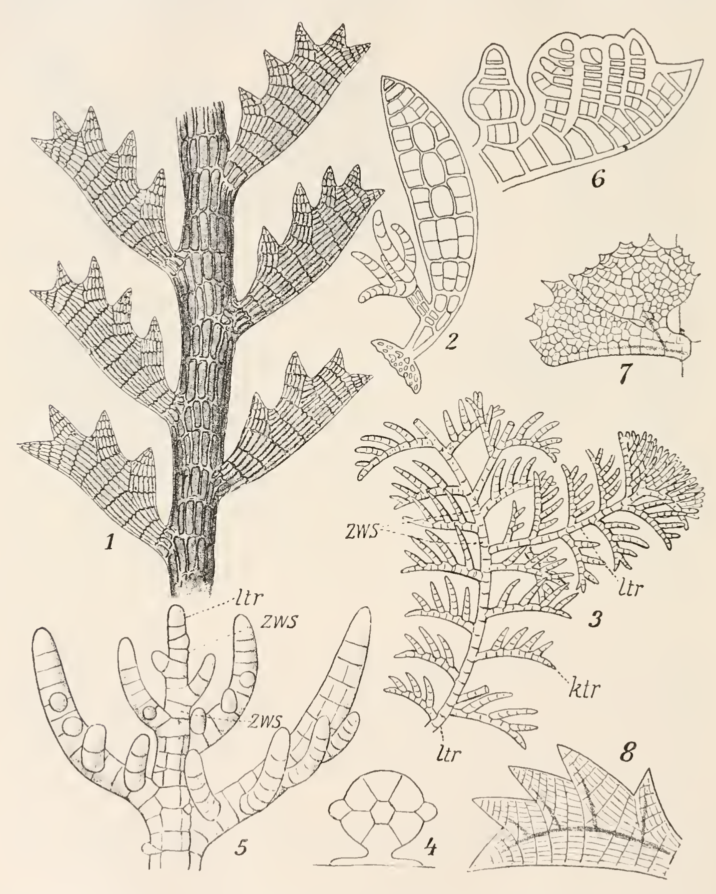


Fig. 539 n. FALKENBERG u. Orig. *1 Polyzonia elegans;* Stück eines Sprosses mit Phyllocladien. *2 Euzoniella incisa;* Keimpflanze mit Anlage des kriechenden Seitensprosses. *3* Dies.; Sproßstück. *4* Dies.; Querschnitt des kriechenden Sprosses (Schema). *5* Dies.; Sproßscheitel. *6*, *7* Phyllocladien von *Euzoniella adiantiformis*. *8* Dass. von *Polyzonia elegans*. *ltr* Langtrieb, *ktr* Kurztrieb, *zws* sterile Zwischensegmente.

(Fig. 539, *5*) zeigt genau auf den Flanken des Langtriebes (wie auch Schema 539, *4* ergibt) Kurztriebe, welche dem Substrat angedrückt sind. Jedes zweite Segment des Hauptsprosses liefert (alternierend) einen Kurz-

trieb (Fig. 539, *5*) und diese erzeugen bei Euzoniella incisa auf ihrer (dem Substrat natürlich abgekehrten) Rückenseite eine Reihe von Seitentrieben, die ebenfalls begrenztes Wachstum haben und dadurch dem Ganzen ein flossenartiges Aussehen verleihen (Fig. 539, *3*, *5*). Bei anderen Euzoniellen sind die „Flossenstrahlen", d. h. die dorsalen Kurztriebe zweiter Ordnung zum Teil verzweigt, und wenn sie dann miteinander seitlich verwachsen (Fig. 539, *6*, *7*), kommen (einschichtige) Phyllocladien zustande (Euz. adiantiformis), die den Blättern von Lebermoosen, Farnen usw. ungemein ähnlich sind.

Noch Lebermoos-ähnlicher ist Polyzonia elegans. Ihr Aufbau, der durch Entwicklung eines Kieles noch komplizierter wird ist aus Fig. 539, *1* u. *8* leicht erkennbar (s. FALKENBERG).

Die bei den Polyzonien nur schwache Kielbildung ist bei der Cliftonaea ungemein ausgeprägt. Der stark eingerollte Scheitel produziert in alternierender Stellung zwei dorsale Reihen von Kurztrieben (Fig. 540, *1*, *2*). Dieselben sind bei Cl. pectinata fädig, aus einer axilen und drei perizentralen Zellreihen zusammengesetzt (Fig. 540, *3*); sie erscheinen unverzweigt (Fig. 540, *1*).

Die Perizentralen der Langtriebe sind orientiert wie bei Euzoniella (Fig. 540, *3*) und es läßt sich nun zeigen, daß schon in unmittelbarer Nähe des Scheitels die mittlere Längsreihe der am Bauch gelegenen Perizentralen zu einem breiten Kiel (*k*) auswächst, ebenso wachsen am Rücken zwei Perizentralreihen (die rechts und links gelegene) zu längs verlaufenden Flügeln aus (Fig. 540, 2), welche die Basis der dorsalen Kurztriebe umschließen. Cliftonaea Lamourouxi ist noch etwas komplizierter gebaut.

Unter allen hier besprochenen Formen weist aber doch Leveillea jungermannioides die weitgehendste Imitation der Lebermoose auf (vgl. auch GOEBEL). Die kriechenden Sprosse, welche wieder von einer vertikalen Primärachse entspringen (Fig. 540, *5*), tragen seitwärts ausgebreitete Phyllocladien, welche sogar die unterschlächtige Deckung der Jungermannienblätter wiederholen (Fig. 540, *4*).

Die wiederum zweizeilig alternierenden dorsalen Kurztriebe besitzen in der Jugend drei annähernd gleiche Perizentralen wie diejenigen von Cliftonaea, nur liegt hier im Gegensatz zu jener Gattung eine Perizentralzelle (pc_1) nach innen und deren zwei schräg nach außen (pc_2 pc_3, Fig. 540, *7*). Diese letzteren bilden durch wiederholte Teilung die breiten einschichtigen Phyllocladien, die übrigens ihre Entstehung gelegentlich noch an der Spitze verraten. Sie enden nämlich zuweilen mit einer runden Spitze die nicht bloß die drei Perizentralen erkennen läßt, sondern auch seitlich Haarsprosse erzeugt.

Die Flachsprosse werden an ihrer Basis mit dem Hauptsproß noch dadurch verbunden, daß die Perizentralen des letzteren an ihrer Berührungsstelle mit den Flügeln des Phyllocladiums lokales Wachstum und einige Teilungen inscenieren (bei *b* Fig. 540, *6*).

Soweit das Verhalten der Kurztriebe in den verschiedenen Gattungen der Polyzonieen. Die Langtriebe entstehen im Gegensatz zu jenen endogen, gehen also auf die axile Zellreihe zurück. Jedes Segment, das keinen Kurztrieb entwickelt, kann einen Langtrieb erzeugen, doch treten letztere meist nur vereinzelt und unregelmässig auf.

Leveillea läßt im Gegensatz zu den anderen erwähnten Gattungen die Langtriebe aus der Basalzelle der Phyllocladien hervorgehen; Einzelheiten sind noch ungeklärt, doch ist die Ähnlichkeit mit Polysiphonien (S. 314) deutlich.

Der angegebenen Entstehung zufolge schließen auch im erwachsenen Zustande die Langtriebe der Leveillea immer an ein Phyllocladium an und zwar an dessen akroskopen Rand. Dabei ist die aus Fig. 540, *4* leicht zu ersehende Stellung derart, daß einem Langtrieb der linken Flanke stets ein

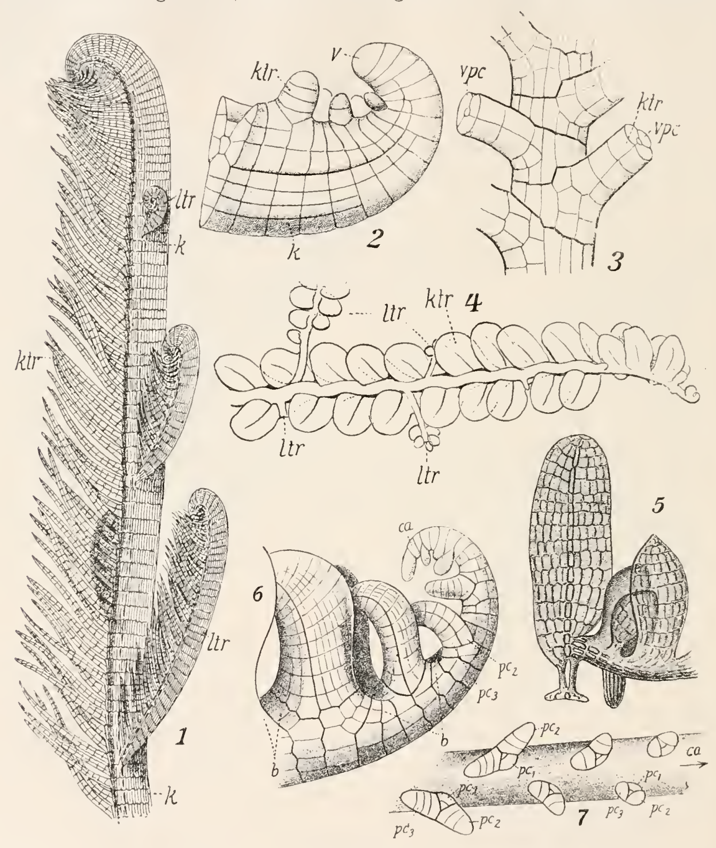


Fig. 540. *1—3 Cliftonaea* n. FALKENBERG u. Orig. *1 Cl. pectinata*; Ende eines Langtriebes, schwach vergrößert. *2* dies.; Scheitel mit Kurztriebanlagen. *3* dies.; junger Sproß, vom Rücken gesehen. *4—7 Leveillea jungermannioides* n. GOEBEL u. FALKENBERG. *4* Stück eines Sproßes. *5* primäre Achse mit kriechendem Seitensproß. *6* Scheitel eines Langtriebes. *7* Langtrieb vom Rücken gesehen mit jungen Kurztrieben (Schema). *ltr* Langtriebe, *ktr* Kurztriebe, *ca* Zentrale Achse, *pcl* usw. Perizentralen resp. deren Derivate, *b* Basis der Flächensprosse, *pcd* dorsale, *pcv (vpc)* ventrale Perizentralen, *k* Kiel, *v* Scheitelzelle.

solcher auf der rechten schräg gegenübersteht — der Stellung der Phyllocladien entsprechend. Auf ein solches Langtriebpaar folgen erst einige sozusagen sterile Phyllocladien, dann entstehen wiederum die Langtriebe paarweise usw.

k) Amansieae.

Auch für die Amansieen vermutet FALKENBERG, daß die meist in Büscheln beisammen stehenden dorsiventralen Sprosse von einer kurzen, vertikalen Hauptachse ausgehen; doch ist absolut Sicheres bislang nicht erwiesen.

Halopithys (Rytiphloea) pinastroides Kütz. (Fig. 541, *1*), welche besonders eingehend von AMBRONN studiert wurde, besitzt gerundete Sprosse, welche in der Nähe des Scheitels fünf Perizentralen aufweisen. Die jüngste von ihnen liegt genau ventral ([5] Fig. 541, *3*, *5*). Schon früh werden nun auf der Rückenseite (*d*) (in Verbindung mit Perizentrale 1 resp. 2) Haartriebe (*ktr* Fig. 541, *2*, *3*) angelegt. Ihrer Entstehung nach müssen sie

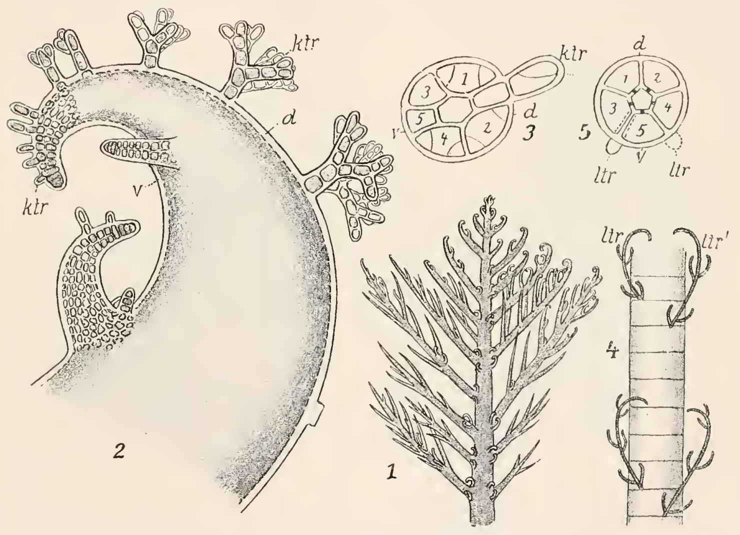


Fig. 541. *Halopithys (Rytiphloea) pinastroides* n. FALKENBERG u. AMBRONN. *1* Sproß, schwach vergrößert. *2* Scheitel von der Flanke gesehen. *3* Schema für die Entstehung der dorsalen Kurztriebe (im Querschnitt). *4* Sproß von der Bauchseite; Schema für die Stellung der Langtriebe. *5* Schema für die Entstehung der ventralen Langtriebe (im Querschnitt). *ltr* Langtrieb, *ktr* Kurztrieb, *v* Bauch-, *d* Rückenseite.

eine dorsale Reihe (Fig. 541, *2*) bilden, und diese ist auch für fast alle anderen Amansieen charakteristisch.

Kurz nach dem Auftreten der Haartriebe beginnen auch in den Perizentralen zahlreiche Teilungen, die zur Bildung einer ziemlich dicken „Rinde" führen.

Etwas später als die Kurztriebe entstehen auf der Bauchseite[1]) endogen die Langtriebe und zwar meist paarweise derart, daß zwei benachbarte Seg-

1) Die Bezeichnung Rücken- und Bauchseite wird wohl nicht immer gleichmäßig angewandt. Entspricht nicht der Haarsprosse-tragende „Rücken" von Halopithys dem „ventralen" Kiel der Cliftonaea? Freilich, um die Namen zu ändern, müßte man erst sicher wissen, ob und wie die dorsiventralen Sprosse von Halopithys u. a. an einer vertikalen Primärachse entstehen.

mente je einen Sproß liefern (Fig. 541, *4*). Auf solche „fertilen" Segmente folgen in wechselnder Anzahl sterile. In einem Paar divergieren die Seitensprosse etwa um ein Fünftel von einander, d. h. sie kommen einmal rechts, einmal links von der ventralen Reihe von Perizentralen zum Vorschein (Fig. 541, *5*). Nicht alle angelegten Seitensprosse bilden sich gleichmäßig aus (Fig. 541, *1*). Die meisten verzweigen sich in der angegebenen Weise von neuem; besonders reichlich und meist sehr zeitig treten aus der Basis der Äste neue Triebe endogen hervor (Fig. 541, *1*, *2*).

Scheinbar im schroffsten Gegensatz zu Halopithys steht die Gattung Amansia mit ihren blattähnlichen, zum Teil gefiederten Sprossen (Fig. 542), und doch beruht der Unterschied beider Genera nur auf einer verschiedenen Entwicklung der Perizentralen. Diese sind zunächst so angeordnet wie bei der vorgenannten Gattung. Die jüngste liegt (*v*. Fig. 542, *3*) auf der

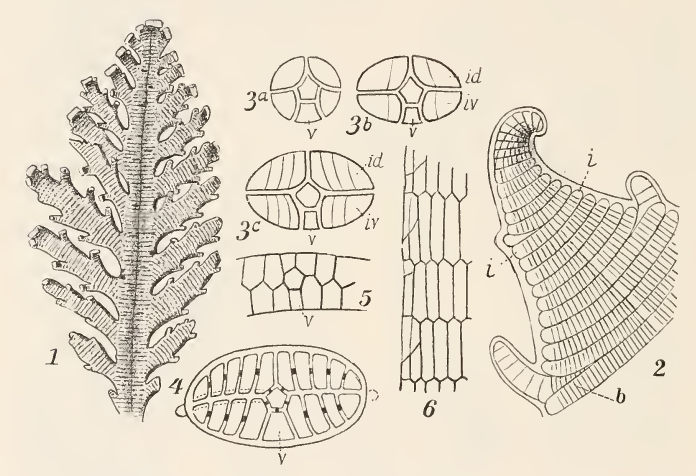


Fig. 542 n. FALKENBERG. *1 Amansia multifida*; Sproß. *2—6 Amansia glomerata*. *2* Scheitel eines Sprosses. *3* Schemata der Zellteilung (Flügelbildung). *4* Endogene Äste (Schema). *5* Querschnitt eines älteren Sprosses. *6* Kante desselben.

Bauchseite und bleibt unverändert, die übrigen vier Perizentralen aber, von denen zwei bauchwärts und zwei rückenwärts gekehrt sind, zerfallen durch Längswände in je eine innere und eine äußere Zelle. Erstere bleibt fernerhin ungeteilt, die letztere aber (*id*, *iv* Fig. 542, *3 b*) fungiert als Initiale. Indem sich in ihr die Längsteilungen wiederholen (Fig. 542, *3*), kommt auf den Flanken eine zweischichtige Verbreiterung der ursprünglich runden Achsen zustande, die besonders in Fig. 542, *3 c* und 542, *2* leicht ersichtlich ist. In letzterer sind auch die regelmäßigen Reihen der Flügelzellen erkennbar, und diese Regelmäßigkeit bleibt gewahrt, weil keinerlei Querteilungen nachträglich einsetzen. Jede Querreihe entspricht einem Segment. Die übereinander stehenden Reihen werden durch sekundäre Tüpfel verkettet (s. S. 310), nicht aber die beiden aufeinander liegenden Schichten des Thallus. Überall aber schieben sich die Zellen so ineinander wie es Fig. 542, *5* u. *6* angeben. Die Zweige entstehen endogen genau auf den Flanken, meist alternierend, und müssen sich zwischen den beiden Flügelschichten einen

Weg nach außen bahnen. Dabei werden die Reihen der Flügelzellen auseinander gedrängt und mehr oder weniger abgelenkt, wie eine Betrachtung von der Fläche (Fig. 542, *2*) leicht ergibt. Die entstehende Lücke wird von der Basalzelle des Seitensprosses (*b* Fig. 542, *2*) her ausgefüllt, indem sie ventral- und dorsalwärts Zellen abgibt, was im einzelnen nicht weiter erörtert werden kann.

Tritt dann der Seitensproß über die Flügelränder des Muttersprosses hervor, so teilt er sich wie dieser; die Flügelränder beider schließen aneinander an (Fig. 542, *2*).

Haupt- und Seitensprosse können dorsale Kurztriebe entwickeln wie Halopithys.

Amansia glomerata wird besonders kompliziert durch Adventivsprosse, welche rosettenartig auf der Mittelrippe entstehen (s. FALKENBERG).

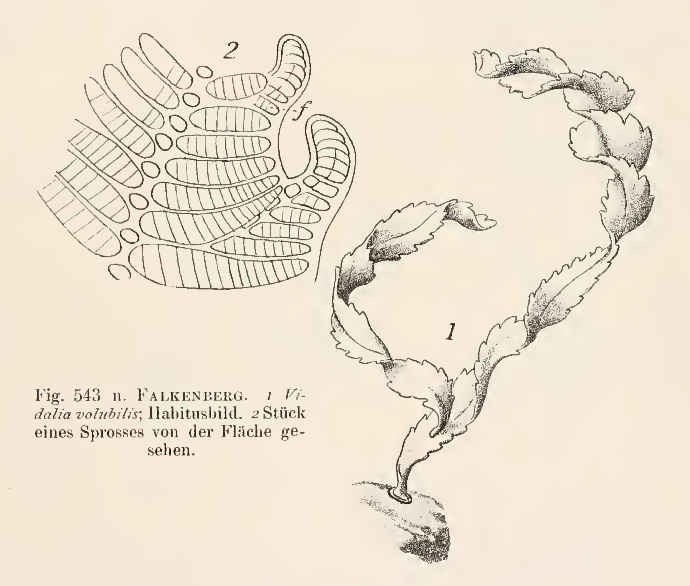


Fig. 543 n. FALKENBERG. *1 Vidalia volubilis*; Habitusbild. *2* Stück eines Sprosses von der Fläche gesehen.

Von Amansia unterscheidet sich Vidalia (Fig. 543, *1*) in erster Linie dadurch, daß die Flügel dicker sind, wie überhaupt der ganze Sproßkörper fester erscheint; das hat seinen Grund darin, daß die Flügelzellen nachträglich Teilungen parallel zur Oberfläsche erfahren; damit geht die Zweischichtigkeit verloren und es resultiert auch in den Flügeln eine kleinzellige Rindenschicht, welche die größeren mittleren Zellen überdeckt.

Die meisten Vidalia-Arten sind durch schraubige Windungen ihres Thallus ausgezeichnet (Fig. 543, *1*), diese entstehen dadurch, daß die Seitensprosse der Hauptachsen, die meistens nur als Sägezähne am Thallus hervortreten, auch da Flügel entwickeln, wo sie zwischen den Flügelzellen des Muttersprosses eingeklemmt sind (*f* Fig. 543, *2*). Daraus muß eine ganz erhebliche Flächenvergrößerung des Flügelrandes resultieren, die unweigerlich zu Schraubenwindungen führt, weil die axilen Zellen mit ihrer Umgebung kein entsprechendes Längenwachstum aufzuweisen haben.

Auch bei Vidalia treten Adventiväste auf der Mittellinie auf und diese besorgen die eigentliche Verzweigung (Fig. 543, *1*); die Flankenäste bilden, wie geschildert, ausschließlich die Bezahnung der Langtriebe.

Die buschartig wachsende, wiederholt fiederig verzweigte Rytiphloea tinctoria, untersucht von FALKENBERG und AMBRONN, weist keine nennenswerten Unterschiede von Amansia resp. Vidalia in ihrem Aufbau auf. Die Flügel sind nur sehr wenig entwickelt und zeigen Berinderung wie diejenigen von Vidalia. Damit werden sie der oben besprochenen Halopithys weitgehend ähnlich und man kann wohl die Frage stellen, ob man Halopithys von Rytiphloea-Amansia herleiten solle oder umgekehrt diese von jenen. Vielleicht ist beides nicht erforderlich. Man wird wohl als Ausgangspunkt Formen annehmen müssen, die weder Flügel noch Berindung, sondern nur fünf Perizentralen hatten.

Neurymenia und Lenormandia gehören ihrem Grundtypus nach hierher, im Einzelnen gestaltet sich die Flügelbildung der blattähnlichen Sprosse etwas abweichend (FALKENBERG, OKAMURA).

Nach unseren obigen Schilderungen kann es keinem Zweifel unterliegen, daß die dorsiventralen Rhodomelaceen den radiären gegenüber als abgeleitete zu betrachten sind, und es wird auch kaum Bedenken hervorrufen, wenn man von den Lophothalieen ausgehend zu Polysiphonieen, Chondrieen usw. emporsteigt. Nur wird man die Frage aufwerfen müssen, ob die Gruppe der Lophothalieen die niederste der Rhodomelaceen ist oder die Dasyeen, welche keine Perizentralen führen.

Ich meinerseits möchte am liebsten auf Antithamnion und ähnliche Formen zurückgreifen und annehmen, daß von ihnen die Ceramien und Spyridien einerseits, die Lophothalien usw. andererseits ausgingen. Dementsprechend sehe ich in den Dasyen reduzierte Formen, welche die Fähigkeit der Perizentralzellbildung ganz oder zum Teil eingebüßt haben. Eine Bestätigung meiner Auffassung erblicke ich in dem Umstande, daß monosiphone Abschnitte der Dasyen plötzlich polysiphon werden, wenn die Tetrasporenbildung beginnt (s. unten, Stichidien); das scheint mir als ein Rückschlag leicht, als ein rudimentärer Zustand schwer verständlich. FALKENBERG freilich ist anderer Meinung, er stellt gerade die Dasyen an den Anfang der ganzen Rhodomelaceenreihe und leitet von ihnen die Lophothalien her.

Über solche Fragen ist schwer zu rechten, und vielleicht kommt die Kompromißannahme der Wahrheit am nächsten, wonach Lophothalien wie Dasyen auf die gleichen Anti- und Callithamnien zurückgehen, kommen doch unter letzteren vielfach sympodiale Formen vor.

Die dorsiventralen Rhodomelaceen reihen sich dann in ihren einfachsten Formen unschwer direkt an die Polysiphonien an; und es erscheint nicht unmöglich, von diesen aus eine mehr oder weniger kontinuierliche Reihe bis zu den recht abweichenden Lenormandien zu konstruieren.

Tun wir das, so bestätigen wir unsere Andeutungen auf S. 325. Durch mannigfache Verwachsung, Fortbildung der Reduktion der typischen Polysiphoniasprosse entstehen die buntesten Gestalten, Imitationen teils von Formen aus anderen Algengruppen, teils von solchen aus den höheren Regionen des Gewächsreiches, und alle diese Metamorphosen haben mich gereizt, die Rhodomelaceen etwas ausführlicher darzustellen als der Leser vielleicht erwartet hat. Im übrigen klingt das alles an die Siphoneen an, die ja durch Verweben und Umgestalten der grünen Schläuche Analoges erreicht haben.

Haftorgane.

Die Keime der Florideen schweben bekanntlich zunächt im Wasser, sinken dann aber auf die Unterlage herab. Die noch nackten Zellen flachen sich in vielen Fällen auf dieser ab und saugen sich an; in anderen Fällen bleiben sie mehr oder weniger rund und scheiden Schleim aus, der sie festklebt. Eine Haut dürfte immer erst nach der Berührung mit irgend einem Gegenstand gebildet werden.

Werden alsbald aus den Keimen kriechende Fäden und dann Sohlen gebildet, so sorgen diese für weitere Verankerung, wo aber die kugeligen

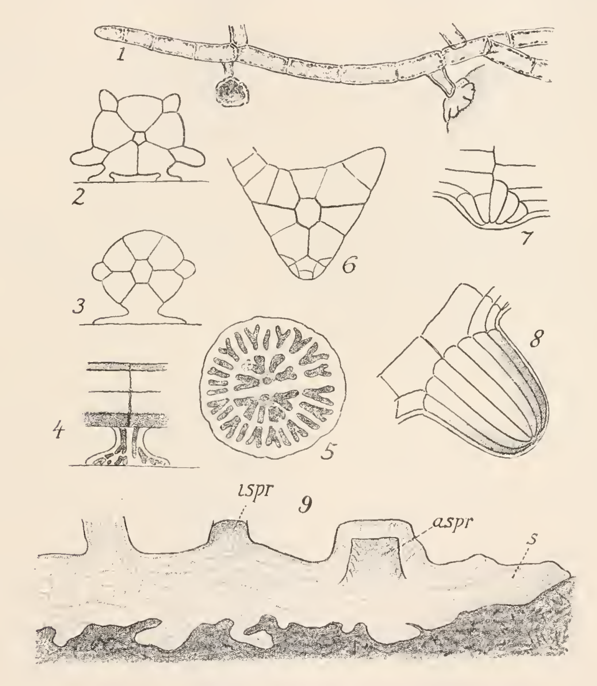


Fig. 544. Haftorgane n. BORNET, FALKENBERG u. DARBISHIRE. *1 Spermothamnion flabellatum*; kriechender Sproß. *2 Dipterosiphonia rigens;* Querschnitt des Stammes. *3—5 Euzoniella incisa. 3* Stamm quer. *4* Ders. von der Seite. *5* Hafter von unten. *6—8 Leveillea jungermannioides. 6* Sproß quer. *7, 8* Sproßstück von der Flanke. *9 Phyllophora Brodiaei;* Sohle mit überwallten alten (*aspr*) und wachsenden jungen (*ispr*) Sprossen.

Keime (Chylocladia u. a.) entstehen, muß der Schleim solange wirken bis die Wurzelfäden entfaltet sind. Ob die halbkugeligen Jugendstadien sich als solche am Substrat festsaugen können ist nicht sicher, aber möglich.

Jedenfalls wird fast immer eine weitgehende Festlegung auf der Unterlage vollzogen ehe aufrechte Organe gebildet werden, eine Erscheinung, die ja in anderen Verwandtschaftskreisen auch hinreichend bekannt ist.

In vielen Fällen schmiegen sich die abwärts gekehrten Zellen resp. Zellmembranen dem Substrat einfach an und das genügt meistens auch bei ganz glatter Unterlage. Ist dieselbe rauh, so werden die Unebenheiten ausgefüllt (Fig. 544, Phyllophora) und damit ein um so besserer Stützpunkt gewonnen. In weiche oder zerklüftete Objekte werden vielfach Fortsätze getrieben, die im einzelnen kaum etwas besonderes bieten. Solche Gestaltungen wechseln bei der gleichen Spezies je nach den Substraten, und bei Florideen wiederholt sich das, was schon für die Ectocarpeen usw. mehrfach erwähnt wurde, daß nämlich die gleiche Art auf festem Substrat scheibenartig wächst, während sie in weiche Unterlagen eindringt, indem sie die ganze Sohle in Fäden auflöst.

Das wird vielfach durch die primären, kriechenden Fäden besorgt, indes genügt die Sohle zur Festheftung nicht immer, z. B. nicht bei Batrachospermum, Lemanea u. a., wo die langen Sprosse anfänglich einem einzelnen Faden ansitzen. Bei solchen und vielen anderen Formen erfolgt die Festheftung durch Hyphen, welche aus der Basis der aufrechten Triebe hervorbrechen und sich zu einer festen Haftscheibe verschlingen, die dann die Sohle in der Regel vollends verdeckt.

Das erinnert an die Haftscheibenbildung bei Fucus u. a. Noch ähnlicher aber sind diesem Tang viele Ceramiaceen und Rhodomelaceen, bei welchen der Keimling anfänglich nur ein Rhizoid entwickelt. Hier wachsen später ebenfalls zahlreiche Hyphen aus den unteren Thalluszellen abwärts, um zur Haftscheibe zusammenzuschließen.

Solchen vielzelligen Haftscheiben gegenüber finden sich andere, welche nur aus einer einzigen Zelle durch saugnapfartige Verbreiterung an deren Spitze gebildet werden. Solche finden sich z. B. schon (Fig. 512, *7*, S. 295) bei Ceramium-Keimlingen an dem primären Wurzelfaden, treten aber besonders bei Formen mit kriechenden Stämmchen in die Erscheinung. Sehr hübsch bilden z. B. Bornet-Thuret dieselben bei Spermathamnion ab (Fig. 544, *1*), und Falkenberg erwähnt sie mehrfach bei kriechenden Rhodomelaceen. Bei solchen sind vermöge der konstanten Lage der ganzen Sprosse zum Substrat häufig ganz bestimmte Perizentralen für die Bildung der Hafter prädestiniert; das ergeben ohne großen Kommentar Fig. 544, *2* u. *3*.

Besonders eigenartig sind die Haftorgane nach Falkenberg bei Euzoniella. Zwei vor einander liegende Perizentralen entsenden hier abwärts je ein Rhizoid (Fig. 544, *4*). Beide erscheinen eng aneinander gepreßt. In Berührung mit dem Substrat verbreitern sie sich an ihrer Spitze derart, daß eine Scheibe entsteht (Fig. 544, *5*), zu deren Bildung jedes Rhizoid genau die Hälfte beiträgt. Hand in Hand mit der Verbreiterung der Rhizoiden an ihrer Spitze geht eine wiederholte Gabelung derselben. Die Gabelästchen werden später zum Teil durch Wände abgegliedert (Fig. 544, *5*).

Bei Leveillea jungermannioides (vgl. S. 332) sind nach Falkenberg die Hafter aus zahlreichen Zellen aufgebaut. Ventrale Perizentralen (Fig. 544, *6*) wachsen nach mehrfacher Teilung gemeinsam (kongenital) gegen das Substrat hin zu einem Höcker aus (Fig. 544, *7*, *8*). In Berührung mit der Unterlage lösen sich die Spitzen der Einzelzellen von einander, biegen um und wachsen strahlenförmig divergierend auf dem Substrat hin.

Polyzonia weicht von diesem Modus der Hafterbildung nicht erheblich ab.

Solchen Haftorganen ähnlich sind nun wieder diejenigen von Caloglossa, die zuerst Nägeli, später Goebel, Cramer, Karsten beschrieben haben (S. 298). Hier wachsen an den sog. Knoten aus der Unterseite der

Thallome Gruppen von Rindenzellen zu lose vereinigten Rhizoidbüscheln aus, welche die Festheftung besorgen.

Ähnlich ist Martensia, hier brechen Gruppen von Wurzelfäden aus der Mitte oder aus den Rändern der Thallusfläche hervor, nicht blos um die Festheftung an der Unterlage zu besorgen, sondern auch um die Thalluslappen miteinander zu verketten. Weitere Angaben bei Menz.

Analog der Caloglossa wachsen bei Bostrychia Harveyi immer nur in unmittelbarer Nähe eines Seitenastes Rindenzellgruppen zu einer Haft-

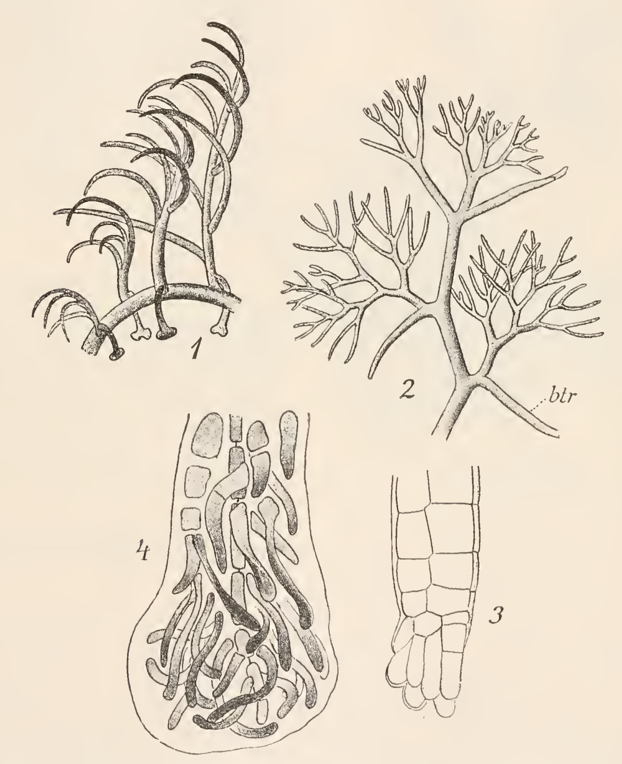


Fig. 545. *Bostrychia* n. Falkenberg u. Goebel. *1 B. radicans*; kriechender Sproß. *2 B. Moritziana*; Zweig. *3* Dies.; Spitze eines Astes mit beginnender Rhizoidbildung. *4 B. Hookeri;* dasselbe etwas vorgeschritten. *btr* Basaltrieb.

scheibe aus, während andere Arten der gleichen Gattung aus ganz beliebigen Kortikalelementen Rhizoidenbündel entstehen lassen, sobald eine Berührung mit dem Substrat stattfindet. Wieder anders verhalten sich Bostr. radicans, Moritziana u. a. (Goebel, Falkenberg). Hier wird der erste (basale) Sproß eines seitlichen Zweigsystems (Fig. 545, *2 btr*) nicht zu einem Lang- oder Kurztrieb von normaler Form, sondern er wendet sich abwärts gegen das Substrat (Fig. 545, *1*). Zunächst hat er den normalen Bau von Sprossen,

sobald er aber das Substrat berührt, wachsen seine Perizentralen zu Hyphen aus, welche das Organ festheften (Fig. 545, *3*, *4*).

Diese Gebilde, die auch bei Lomentaria impudica und Calmella opunta (s. BÖRGESEN) etwas modifiziert wiederkehren, mag man mit GOEBEL den Wurzelträgern der Selaginellen an die Seite stellen.

Die letztgenannten Pflanzen leben fast alle im Brackwasser der Tropen. Daß aber mit dieser gleichartigen Lebensweise die ähnliche Hafterbildung zusammenhängt, ist kaum wahrscheinlich; denn Plocamium coccineum, das ganz anders vorkommt, bildet auch Haftscheiben an der Spitze von Ästen, soweit ich sehe, nur nach Kontakt mit festen Körpern (Fig. 546). NÄGELI und GOEBEL haben über dieselben berichtet, ihre, sowie ED. GRUBERS Präparate geben keinen Anhaltspunkt dafür, daß bestimmte Äste im voraus zur Hafterbildung ausersehen sind.



Fig. 546. Orig. Präp. GRUBER. *Plocamium coccineum*; Enden einiger Äste in Haftscheiben umgewandelt.

Perennierende Florideen.

Zahlreiche Florideen sind einjährig resp. monokarpisch, sie sterben völlig ab, nachdem die Fortpflanzungsorgane gebildet sind, andere dagegen überdauern ungünstige Jahreszeiten, mag das nun der Winter oder Sommer sein, um beim Eintritt zusagender Außenbedingungen wieder auszutreiben.

Leider sind auch in dieser Richtung die Dinge sehr wenig untersucht; mangelnde Kultur und meist zu kurzer Aufenthalt an der See seitens der Beobachter tragen daran die Schuld.

Eine Anzahl von Beispielen stelle ich später in dem Kapitel „Überwinterung“ zusammen und erwähne hier nur, daß manche Florideen, wie Dumontia, mit Hilfe der Sohle überwintern, aus welcher sie dann jeweils im Frühjahr oder zu anderen günstigen Zeiten die aufrechten Sprosse entsenden, nachdem die alten lange vorher abgeworfen waren. Im Gegensatz dazu sistieren Furcellaria, manche Phyllophora-Arten usw. in ungünstigen Zeiten einfach ihr Wachstum, ohne merklich Sprosse einzubüßen; zu geeigneten Zeiten wachsen sie weiter, ohne daß ein Unterschied zwischen dem Neuzuwachs und den alten Teilen sichtbar würde. Ein dritter Fall steht zwischen dem ersten und zweiten. Die Sprosse sistieren ihr Wachstum im Winter, verlieren auch wohl Nebenäste und treiben mit erwachender Vegetation derart aus, daß neue und alte Teile scharf unterschieden sind (Fig. 547).

Besonders auffallend ist in dieser Beziehung Martensia. Nach SVEDELIUS werden in Abhängigkeit vom Monsun die netzförmigen Teile mit den Resten der Fortpflanzungsorgane abgeworfen, die ungeteilten Partien überdauern die ungünstigen Zeiten und aus ihnen treiben in der neuen Vegetationsperiode neue Netze hervor.



Fig. 547. Ersatzsprosse. *1 Ptilota serrata* (*Pterota plumosa*) n. CRAMER. *2 Phyllophora Brodiaei* d. DARBISHIRE. *3 Cryptonemia Lomation* n. BERTHOLD. Die jüngeren Sprosse sind hell gehalten.

B. Fortpflanzung.

I. Ungeschlechtliche Vermehrung.

Die weitaus überwiegende Mehrzahl der Florideen besitzt, wie wir sahen, neben der Sexualität eine ungeschlechtliche Fortpflanzung, welche in der Regel durch die bereits auf S. 238 erwähnten Mono- oder Tetrasporen, vereinzelt auch durch Brutzellen oder Brutknospen bewirkt wird. Über das Verhältnis dieser verschiedenartigen Organe zu den Karposporen berichten wir später.

1. Monosporen.

Die Monosporen sind, soweit bekannt, auf die Gruppe der Nemalionales beschränkt, und Chantransia kann uns auf Grund der Angaben BORNETS u. a. als einfachstes Beispiel dienen. Hier schwellen die Endzellen kurzer Seitenzweiglein, welche oft mehr oder weniger zahlreich beisammen stehen, zu eiförmigen bis kugeligen Gebilden an; sie füllen sich

reichlich mit Plasma, speichern Reservesubstanzen und erscheinen meistens auf Grund verstärkter Chromatophorenbildung ziemlich intensiv gefärbt (Fig. 548). Die so entwickelten Zellen sind die Mutterzellen der Monosporen, letztere entstehen aus ihnen fast genau so, wie die Spermatien aus den Antheridien (s. unten), d. h. die Membran reißt (Fig. 548) auf dem Scheitel auf und der ganze Inhalt tritt als völlig nackte, kugelrunde Zelle in das umgebende Wasser. Hier umhüllen sie sich früher oder später mit Membran und wachsen zu neuen Pflanzen aus. Die Tragzelle der Monosporen ist auch hier gelegentlich befähigt, in die leere Hülle einzuwachsen und erneut Fortpflanzungszellen zu entwickeln.



Fig. 548. Orig. KUCKUCK. *Chantransia secundata;* Zweig mit Monosporen.

Nicht wesentlich anders verhalten sich die Monosporen von Batrachospermum, Helminthora, Scinaia u. a. An diesen sah SVEDELIUS auffallend große Kerne und zeigte auch, daß die Monosporen in gewissen Fällen amöboid beweglich sein können, ehe sie sich mit Zellhaut umgeben. Ihre Verteilung ist eine etwas andere.

HOWE beschreibt für Liagora kleine Scheiben, welche Monosporen tragen. Die Scheibchen entstehen aus den terminalen oder subterminalen Zellen von Assimilationsfäden, welche sich zeitig von der Pflanze loslösen und dann zu jenen meist einschichtigen Gebilden werden. Was aus den Monosporen wird, ist unbekannt. Die Zellen, welche den Scheiben den Ursprung geben, sind vielleicht mit den Seirosporen u. a. in Parallele zu bringen.

2. Tetrasporen.

Die Tetrasporangien unterscheiden sich in ihrer ersten Entstehung nicht von den Monosporangien. Es handelt sich um stark aufschwellende mit reichlichem Inhalt versehene Zellen (Fig. 549, *1*), die häufig das Ende kurzer Zweige einnehmen, in andern Fällen freilich auch inmitten eines Fadens auftreten. Zwecks Bildung der Tetrasporen zerfällt der Inhalt der großen Zelle in vier Teile (Fig. 549, *1*) und diese letzteren treten nach Zerreissung der Muttermembran als nackte Kugeln aus, um sehr bald zu keimen.

Schon lange unterscheidet man im Tetrasporangium drei etwas verschiedene Modalitäten der Teilung:

1. Sporae cruciatim divisae (Fig. 549, *4*) lassen im Sporangium erst eine Querwand, dann in jeder Hälfte Längswände entstehen — es handelt

sich um Quadrantenteilungen, bei welchen die Längswände in der Ober- und Unterhälfte bald parallel, bald unter einem Winkel von 90° zueinander stehen;

2. Sporae zonatim divisae. Die etwas keulig gestreckte Mutterzelle zerfällt durch Querwände in vier übereinander liegende Zellen (Fig. 549, *3*);

3. Sporae triangule divisae bilden sich durch Tetradenteilung wie die Pollenkörner, die Sporen der Archegoniaten usw. (Fig. 549, *1*).

Die eben erwähnten Wände sind freilich keine festen Zellulose-Wände, sondern nur Trennungslamellen.

Die Ähnlichkeit der Tetra- und Monosporangien geht kaum über die ersten Entwicklungsstufen hinaus. Die inneren Vorgänge bei der Entwicklung der Tetrasporen sind recht komplizierte, sie sollen später ausführlicher behandelt werden; hier aber sei schon betont, daß nach den Angaben von Svedelius und Kylin, die oben erwähnten drei Sporangienformen vielleicht gar nicht gleichwertig sind, insofern als die Sporae cruciatim divisae sich in ihrer ganzen Entwicklung weit mehr an die Monosporen anschließen als die anderen.

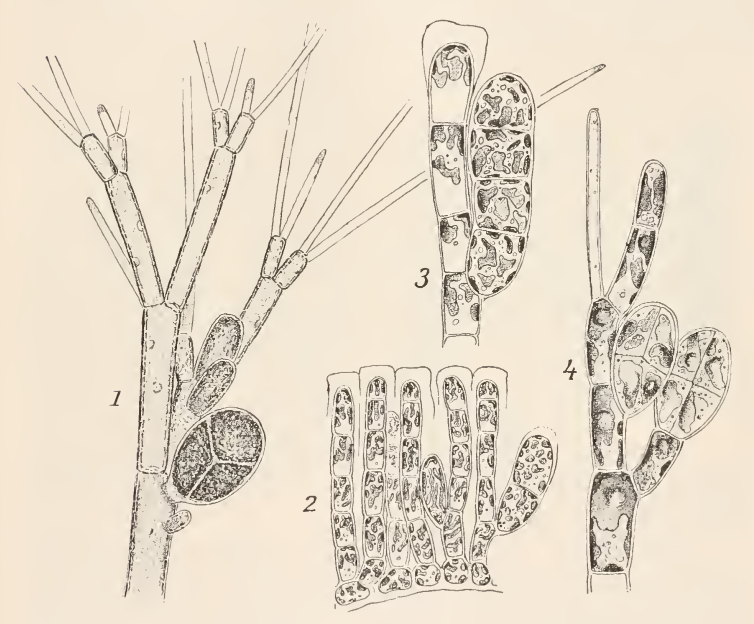


Fig. 549. Tetrasporen. *1 Callithamnion corymbosum* n. Thuret. *2, 3 Cruoria stilla* n. Kuckuck. *4 Rhodochorton minutissimum* n. Reinkes Atlas.

Wie bei den Monosporangien kann auch ein Einwachsen der Stielzelle in die entleerten Behälter und darauf eine Neubildung von Tetrasporen erfolgen.

Der Ort, an welchem in den einzelnen Verwandtschaftskreisen die Tetrasporangien angelegt werden, ist jeweils konstant und nach Svedelius

für die Systematik verwendbar. Ob für die Teilungen innerhalb des Sporangiums das gleiche gelte, ist nicht so sicher.

a) Die Stellung der Tetrasporangien.

Die Tetrasporangien zeigen in ihrer Verteilung mancherlei Ähnlichkeit mit den später zu behandelnden Antheridien. Wo monosiphone, reich verzweigte, aber locker gestellte Sproßsysteme vorliegen, wie bei vielen Ceramiales (Callithamnion, Antithamnion usw.), bei Wrangelieen usw., da sind die fraglichen Behälter meistens ziemlich gleichmäßig über die sie tragenden Sprosse verteilt, teils in deren zentralen, teils in deren peripheren Regionen. Sobald aber die Fäden auch nur zu mäßig festen Geweben zusammenschließen, wie z. B. bei Dudresnaya, rücken die Sporangien in die äußeren Rindenschichten, und das ist erst recht der Fall bei all den zahlreichen Formen, für welche wir eine knorpelige oder sonstwie feste Beschaffenheit der Gewebe schilderten, gleichgültig ob dieselben dem einen oder dem anderen der oben erwähnten Typen in ihrem Aufbau angehören.

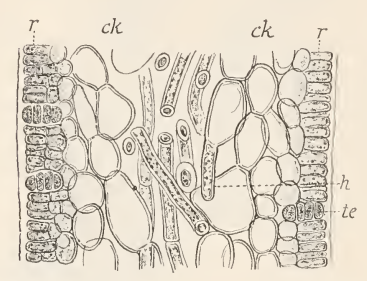


Fig. 550 n. BORNET. *Flahaultia appendiculata*; Längsschnitt des Sprosses. *te* Tetrasporangien, *r* Rinde, *ck* Zentralkörper, *h* Hyphen.

Greifen wir als Beispiel den schon mehrfach erwähnten Polyides heraus oder die Flahaultia, so bedarf die Fig. 550 kaum der Erklärung. Die Tetrasporangien liegen in oder direkt unterhalb der Außenrinde, und es besteht kein Zweifel, daß sie Endzellen kürzerer Seitenzweiglein der radiären Rindenfäden darstellen. Natürlich fördert die Lage der Sporangien das Ausschlüpfen der Tetrasporen.

Die geschilderte Anordnung zeigt sich sowohl bei zahlreichen Vertretern der Cryptonemieenreihe als auch bei solchen der Rhizophyllideen Sphaerococcaceen, Rhodymeniaceen usw., so daß Beispiele anzuführen kaum möglich ist, ich verweise nur auf Fig. 551.

Aber an einen Unterschied muß erinnert werden. Viele Formen tragen die Tetrasporangien über die ganze Thallusoberfläche zerstreut, während andere dieselben Organe auf bestimmte Zweige oder Zweigsysteme lokalisieren. Zur ersten Gruppe gehören z. B. Solieria, Gracilaria, Cystoclonium, Rhodophyllis, Galaxaura, Dumontia u. a., also Vertreter ganz verschiedener Verwandtschaftskreise. Zur zweiten Gruppe zählen noch viel mehr Formen.

Der oben erwähnte Polyides kann vielleicht mit einigen anderen Gattungen den Übergang von der ersten zur zweiten Gruppe vermitteln. Die Tetrasporangien stehen bei ihm über einen großen Teil der letzten Auszweigungen verteilt, und diese sind höchstens schwach angeschwollen, sodaß sie sich äußerlich nur wenig von gewöhnlichen Sprossen abheben.

Etwas schärfer abgegrenzt sind die Äste bei Gelidium und seinen Verwandten (Fig. 552). Die Spitzen der feineren Zweige schwellen etwas an, verbreitern sich auch ein wenig und produzieren dann Tetrasporen (Fig. 552, *1*). Noch deutlicher treten die Tetrasporen tragenden Zweiglein bei Acanthopeltis (Fig. 552, *2*) hervor; sie sind wie die Sexualäste Randsprossungen der Phyllocladien.

Ähnliche Dinge wiederholen sich in anderen Familien, ohne daß sie verwandtschaftliche Beziehungen dartäten. Unter Hinweis auf Fig. 552

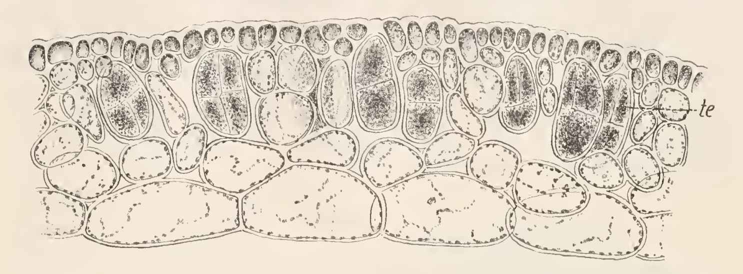


Fig. 551. *Chrysymenia uvaria.* Orig. KUCKUCK. Querschnitt durch die Wandung einer Blase mit Tetrasporangien (*te*).

erwähne ich nur Hypnea, Gracilaria, Rhodymenia palmetta. Die Figuren bedürfen wohl keines Kommentares.

Eine Lokalisierung der Tetrasporen auf bestimmte Stellen des Thallus bedeuten auch die Nemathecien. So nennt man seit alter Zeit kleine Polster, welche sich über die Thallusoberfläche erheben (Fig. 553, *1*) und aus palissadenartig dicht zusammengepreßten Zellreihen aufgebaut werden. Die letzteren sind einfach aus der Rinde entspringende Fäden. Es gibt männliche, weibliche und Tetrasporen - Nemathecien. In einfachster Form treten sie uns wohl bei den Squamariaceen entgegen. Bei Cruoria stilla u. a. (Fig. 549, *3*) sitzen die Tetrasporangien den radialen Fäden seitlich an, stehen aber so tief, daß die Fadenspitzen über ihnen zusammen neigen. In anderen

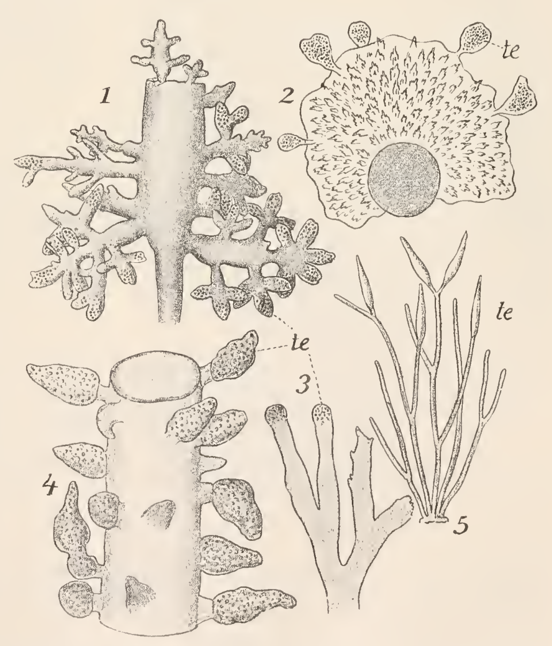


Fig. 552. Tetrasporen-Fruchtäste n. OKAMURA u. KÜTZING. *1 Gelidium japonicum. 2 Acanthopeltis japonica. 3 Rhodymenia Palmetta. 4 Hypnea aspera. 5 Gracilaria erecta.*

Fällen sind die fraglichen Behälter terminal auf ganz kurzen Trieben, sie werden (Fig. 553, *1*, *3*) von benachbarten „Paraphysen" umschlossen, die ebenfalls der Rinde entspringen. Mir scheint, der Unterschied zwischen Flahaultia, Chrysymenia u. a. (Fig. 550 und 551) sei nicht so groß; es sind in allen Fällen die nach außen divergierenden Fadenkomplexe, welche die Tetrasporangien erzeugen. Von alledem unterscheiden sich die Vertreter der Gattung Petrocelis, die parasitische Gattung Actinococcus (Fig. 553, *2*) u. a. dadurch, daß die Tetrasporangien in mehr oder weniger langen Reihen liegen. Es wandeln sich hier Gliederzellen der straff gestellten Nematheciumsfäden direkt in Tetrasporangien um. Bei Actinococcus wird der

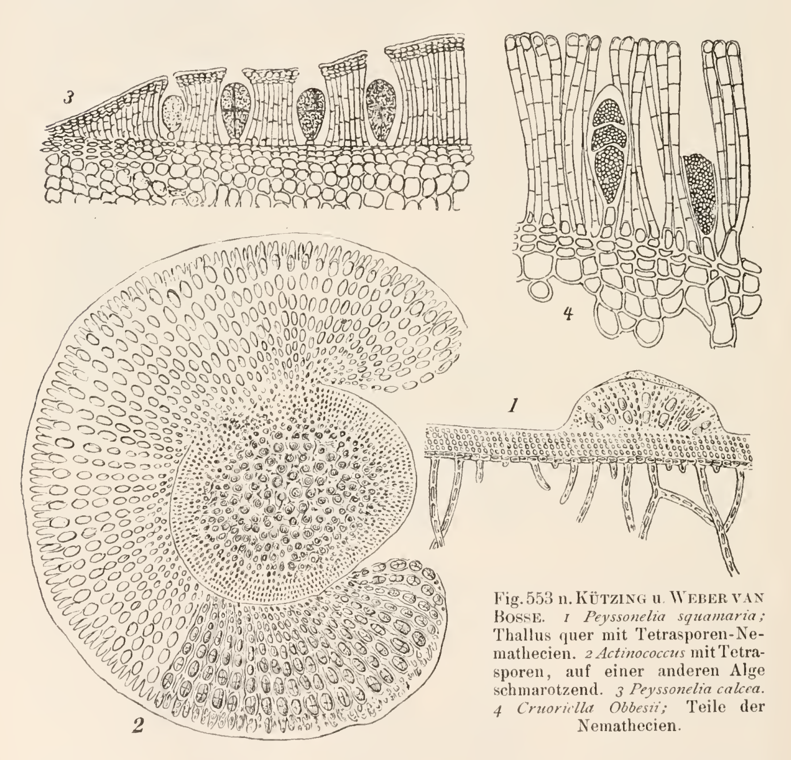


Fig. 553 n. Kützing u. Weber van Bosse. *1 Peyssonelia squamaria;* Thallus quer mit Tetrasporen-Nemathecien. *2 Actinococcus* mit Tetrasporen, auf einer anderen Alge schmarotzend. *3 Peyssonelia calcea.* *4 Cruoriella Obbesii;* Teile der Nemathecien.

ganze über die Wirtspflanze hervorschauende Thallus zu einem relativ großen Nemathecium umgewandelt, in welchem die Reihenanordnung der Tetrasporangien gut hervortritt.

Diese Actinococcus-Nemathecien wurden häufig für die Früchte von Phyllophora u. a. gehalten. Das sind sie nicht. Es gibt echte Nemathecien in dieser Gattung, speziell bei Phyllophora membranifolia und deren nächsten Verwandten kamen sie zur Beobachtung; sie stellen Krusten oder Polster dar, die sich in nichts Wesentlichem von den Nemathecien der Petrocelis, der Actinococcen usw. unterscheiden.

Andere Gigartinaceen wie Gigartina usw. weichen von diesem Modus ein wenig ab. Ohne sich wesentlich nach auswärts zu strecken, bilden die normalen radiären Rindenfäden sukzessive Sporangienreihen aus (Fig. 554). Nur die äußersten Rindenzellen bleiben von diesem Vorgang ausgeschlossen und bedecken in einigen Lagen die radiären Reihen der Sporangien. Die Sporen können nur durch Aufreißen der sterilen Rindenschichten frei werden. Man kann diese Gebilde wohl als innere Nemathecien auffassen.

Bei Chondrus (KYLIN) wachsen aus den Zellen des Zentralkörpers seitlich kleine verästelte Zweigbüschel hervor, deren jede Zelle zu einem Tetrasporangium wird. Die Tetrasporen liegen scheinbar ungeordnet unter der Rinde und werden auch erst durch Zerstörung dieser frei. Auf Grund dieser Befunde wird vielleicht eine Nachuntersuchung anderer Gigartineen erforderlich.

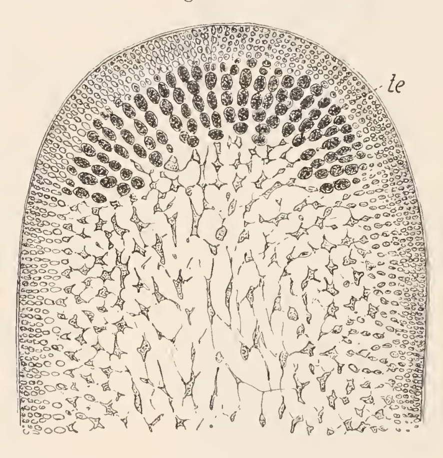


Fig. 554. *Gigartina Teedii*. Orig. Präp. GRUBER. Querschnitt eines Tetrasporen bildenden Sprosses. *te* Tetrasporangien.

Die oben erwähnten und abgebildeten Nemathecien der Squamariaceen (Fig. 553) scheinen mir stark an die einfachsten Corallineen anzuklingen, z. B. liegen bei Melobesia corticiformis Rost. die Tetrasporangien „gruppenweise in lokalen Auftreibungen des Thallus“. Nach SOLMS sind sie die Endzellen aufrechter Fäden des letzteren. Diese sind überaus kurz. Weit länger werden die benachbarten sterilen Zellreihen, sie neigen sich mit ihren Enden über das Tetrasporangium und bilden so eine Öffnung, die zeitweilig mit Schleim verstopft ist (Fig. 555, *6*). Später können die sterilen Zellen, welche die einzelnen Tetrasporangien trennen, zerdrückt werden, die reifen Tetrasporen liegen dann in einer scheinbar einheitlichen Höhlung (Fig. 555, *6*). Ähnlich schildert ROTHPLETZ die Dinge für Archaeolithothamnion und HEYDRICHS Angaben über Sporolithon sind wohl ähnlich aufzufassen.

Damit sind die Angaben von NICHOLS bezüglich des Lithothamnion mediocre wohl vereinbar. In den Krusten erkennt man neben den üblichen vertikalen Fäden (Fig. 555, *1*) große Zellen, welche von einem Schleimpfropfen gekrönt sind. Das sind ursprünglich ebenfalls aufrechte Fäden; in diesen aber wird die basale Zelle gewaltig vergrößert, während die oberen verschleimen. Die Basalzelle wird unter Vierteilung zum Tetrasporangium, die zwischen den Sporenbehältern liegenden Zellen zerfallen (Fig. 555, *2*) und so entsteht ein großer Hohlraum, den die Tetrasporangien nur zum Teil ausfüllen. Die Schleimpfropfen bleiben erhalten, später aber bahnen sich die Tetrasporen durch sie den Weg ins Freie.

Aus den obigen Befunden werden wohl auch die Angaben von PILGER verständlich. Bei gewissen Lithothamnien strecken sich mitten im Thallus 3 Zelllagen ganz erheblich (Fig. 555, *3*). In der Mittelschicht der letzteren füllen sich viele Zellen mit dichterem Plasma und werden zu Tetrasporangien.

Die über ihnen liegenden Zellen, welche unverkalkt sind, werden zerstört, d. h. sie gehen wohl in schleimige Pfropfen über und so entsteht (Fig. 555, *4*) für jedes Tetrasporangium eine besondere Öffnung. Die nicht zur Tetrasporenbildung verwendeten Längsreihen bleiben teilweise erhalten, werden aber durch die anschwellenden Tetrasporangien zusammengedrückt.

Ist dem so, dann möchten hier Anklänge an Corallina und ihre nächsten Verwandten gegeben sein, die im übrigen mancherlei Besonder-

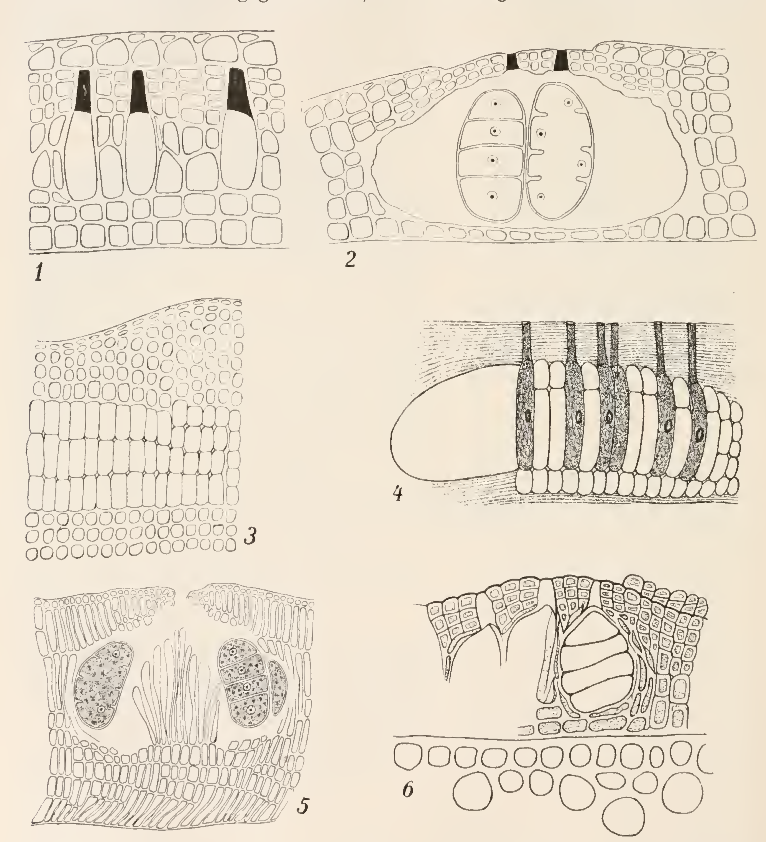


Fig. 555. Tetrasporangien- und Konzeptakelbildung bei Corallineen. *1* u. *2* *Lithothamnion mediocre* n. NICHOLS. *3* u. *4* *Lithothamnion Philippii* n. PILGER. *5* *Lithophyllum tumidulum* n. NICHOLS. *6* *Melobesia corticiformis* n. SOLMS.

heiten zeigen. Hier stehen wohlentwickelte Konzeptakeln an der Spitze kürzerer oder längerer Äste resp. an deren Verzweigungsstellen. Die Bildung derselben beginnt nach SOLMS mit der Verbreiterung des Sproßscheitels. Alsbald zeigt sich eine schalenartige Einsenkung (Fig. 556, *1*); diese vertieft sich immer mehr (Fig. 556, *2*), und wenn dann die Ränder derselben sich

immer weiter emporwölben, muß schließlich eine vollständige Höhlung mit Porus zustande kommen (Fig. 556, *3*).

Die auf dem Boden der Schale liegenden Zellen, der sog. Diskus (*d* Fig. 556, *2*) lösen sich seitlich von einander und scheiden auf ihrem Scheitel Kalk aus. Dieser erscheint geschichtet, er bildet über jeder Diskuszelle ein Prisma, und da diese Prismen seitlich fest verbunden sind; resultiert eine zusammenhängende Kalkmembran (Prismenschicht) (*ka* Fig. 556, *1*).

Die Kalkausscheidung der Diskuszellen dauert nur eine gewisse Zeit; wenn sie tiefer in das Konzeptakulum hinab verlegt werden, hört dieser

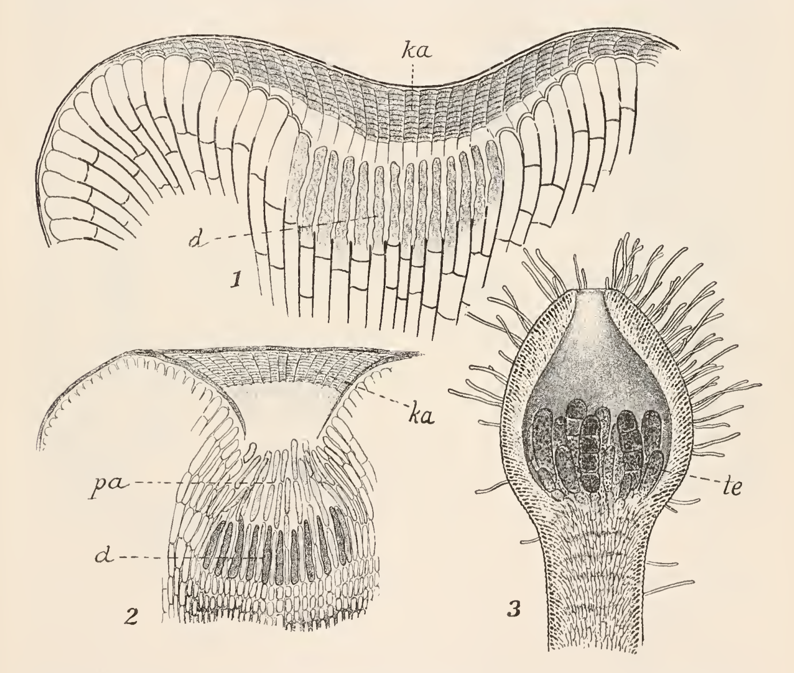


Fig. 556. *Corallina mediterranea* n. Solms u. Thuret. *1*, *2* Junge Konzeptakelanlagen auf dem Scheitel eines Sprosses. *3* Reife Tetrasporenkonzeptakeln. *ka* Kalkprismen, *d* Diskusschicht, *pa* sog. Paraphysen, *te* Tetrasporangien.

Prozeß auf, statt dessen tritt Schleim auf, der den ganzen Hohlraum füllt. Die Kalkprismenmasse wird schließlich zerstört und damit ist erst die Konzeptakelöffnung wegsam. Die Zellen, welche die innere Böschung der Konzeptakelwand bilden, sind verkalkt, später aber verlieren sie die Einlagerung und entsenden paraphysenähnliche Fäden, welche allerdings recht hinfällig sind, gegen den Innenraum. Die den Boden junger Höhlungen bedeckende Diskusschicht (Fig. 556, *2*) differenziert sich in lange Paraphysen (*pa*) und außerdem in kürzere Stäbchen (*d*). Erstere gehen später zu Grunde, letztere sind die jungen Tetrasporangien, die sich schließlich quer

teilen und dicht gedrängt neben einander stehen (Fig. 556, *3*). Bei Choreonema fand MINDER die Entwicklung ganz ähnlich; nur fehlen die Paraphysen. Die Konzeptakeln reichen überall bei den erwähnten Gattungen bis ins Markgewebe herab; bei Amphiroa dagegen liegen sie seitwärts an den Gliedern (Fig. 488, S. 268) und gehen nur bis in die Rinde. YENDO machte erneut auf diese Tatsache aufmerksam.

Mit diesen Angaben sind die Dinge nicht erschöpft. Es sind u. a. Unterschiede vorhanden bezüglich der Paraphysen und der Stellung der Tetrasporangien; z. B. sind bei Lithophyllum tumidulum die Paraphysen

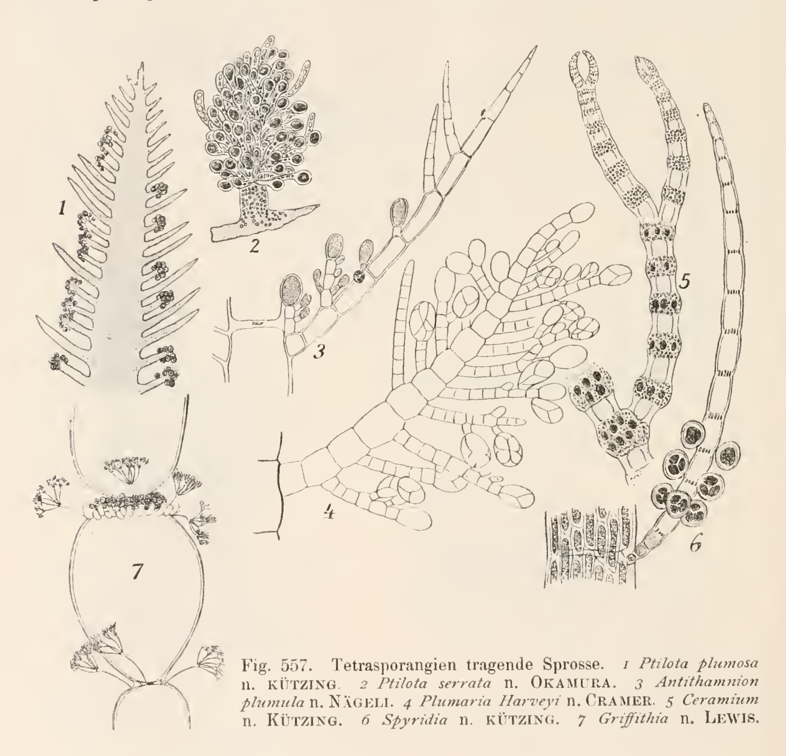


Fig. 557. Tetrasporangien tragende Sprosse. *1 Ptilota plumosa* n. KÜTZING. *2 Ptilota serrata* n. OKAMURA. *3 Antithamnion plumula* n. NÄGELI. *4 Plumaria Harveyi* n. CRAMER. *5 Ceramium* n. KÜTZING. *6 Spyridia* n. KÜTZING. *7 Griffithia* n. LEWIS.

nach der Mitte der Konzeptakeln zusammengedrängt, während die Tetrasporen am Rande stehen (Fig. 555, *5*).

An die auf S. 344 erwähnten gewöhnlichen Callithamnien schließen die Antithamnion-, Plumaria- und Ptilota-Arten bezüglich ihrer Tetrasporenbildung an. Ganz allgemein liefern die End- oder Scheitelzellen der Kurztriebe — besonders diejenigen letzter Ordnung — die Tetrasporangien (Fig. 557, *4*) und mit Vorliebe häufen sich diese an den Endverzweigungen (Fig. 557, *1*). Das führt bei Ptilota-Arten zu kätzchenähnlichen Bildungen (Fig. 557, *2*), die nicht mehr bilateral, sondern äußerlich wenigstens radiär gebaut sind. Nach CRAMER hat das seinen Grund in dem Auftreten zahl-

reicher Adventivsprößchen, welche aus den Berindungszellen hervorgehen (s. auch Kylin).

Unter den übrigen Ceramiaceen mag zunächst Griffithia erwähnt sein. Am Oberende der großen Langtriebzellen erstehen an Stelle der haarigen Wirteläste (S. 293) kurze Auswüchse, welche unter Verzweigung Gruppen von Tetrasporangien bilden. Diese pflegen durch besondere Zweiglein (Fig. 557, *7*) nach außen gedeckt zu sein (Lewis, Kylin).

Die Ceramien produzieren ihre Tetrasporen an den gestauchten Wirtelästchen, welche bald als Binden, bald als zusammenhängender Überzug die große axile Zellreihe bedecken (Fig. 557, *5*). An den sehr dünnfädigen Ceramien-Arten und auch an den dünnen Ästen der Spyridien (Fig. 557, *6*) pflegen die Tetrasporangien weit über die kleinzelligen Gürtel hervorzutreten; bei den derberen Ceramien aber ist das nicht immer der Fall, bei ihnen sind die Tetrasporenbehälter durch die kleinen Rindenzellen ganz oder teilweise überdeckt. Auch in anderer Richtung sind die Arten verschieden; bei manchen bildet jeder Gürtel ringsum Tetrasporen, bei anderen treten letztere einseitig auf usw. Das alles dürfte abhängig sein von dem speziellen Ort der Entstehung der Tetrasporangien, der nach Cramer keineswegs bei allen Arten gleich ist. Bald sind es primäre, bald sekundäre usw. Rindenzellen, welche die Tetrasporen hervorgehen lassen. Ceramium rubrum z. B. entwickelt die letzte der primären Rindenzellen nach Cramer zum Tetrasporangium, und die dorntragenden Arten lassen Beziehungen zwischen Dornen und Tetrasporangien erkennen.

Die Tetrasporangienstände der Delesseriaceen, über welche auch Kylin berichtet, erinnern in manchen Fällen an diejenigen der Gelidiaceen (S. 345, Fig. 552, *1*). Bei Caloglossa, Apoglossum u. a. (Fig. 558, *1*) bilden sich die Tetrasporangien in der Laubfläche nahe dem Scheitel; sie erscheinen in Mehrzahl und bilden zusammen unregelmäßig umgrenzte Flecke, die man eventuell als Sori bezeichnen kann. An den älteren Teilen sind nach Cramer die entleerten Sori (Fig. 558, *1*, *2*) noch kenntlich. Ganz ähnlich liegt die Sache bei Hemineura (Fig. 558, *3*) und auch bei Delesseria sinuosa; hier handelt es sich um flache Aussprossungen des Thallusrandes, die mit Sporangien dicht bedeckt sind.

Hieran schließen sich Taenioma (Fig. 558, *9*, *10*) (s. Bornet, Falkenberg) und Sarcomenia (Weber van Bosse), bei welchen die Tetrasporangien zweireihig in den Enden von Sprossen liegen. Letztere sind bei Taenioma wenig, bei Sarcomenia stärker modifiziert.

Delesseria Hypoglossum erinnert insofern an Caloglossa, als auch bei ihr Tetrasporen in den Sproßenden entstehen, wie Phillips neuerdings schildert; häufiger und zahlreicher aber zeigen sie sich auf relativ kleinen rippenbürtigen Adventivästen· Diese treten besonders bei Delesseria sanguinea (Hydrolapathum) in die Erscheinung. Nach Zerstörung der eigentlichen Laubfläche brechen im Oktober bis November aus den persistierenden Mittelrippen zahlreiche Kurztriebe hervor (Fig. 558, *5*), welche ganz mit Tetrasporangien besetzt sind (Kützing, Phillips, Kuckuck, Svedelius).

Die Nitophyllen produzieren ihre Tetrasporen auf der Fläche des Laubes in meist kreisrunden Flecken (Sori) (Fig. 558, *4*), die besonders bei Nitophyllum punctatum allbekannt sind. Martensia entwickelt Tetrasporen-Sori in den Balken des Netzwerkes wie auch in den festen Teilen des Thallus, in letzterem allerdings wohl weniger reichlich.

Die Prozesse der Tetrasporenbildung sind wohl am einfachsten bei Taenioma zu übersehen. Die beiden langgestreckten Zellen, welche un-



Fig. 558. Tetrasporenbildung bei *Delesseriaceen*. *1, 2 Caloglossa Leprieuri* n. CRAMER. *3 Hemineura* n. OKAMURA. *4 Nitophyllum punctatum*. Orig. *5—8 Delesseria sanguinea* n. SVEDELIUS. *9* u. *10 Taenioma* n. BORNET.

mittelbar neben der Mittelrippe liegen, werden durch eine Querwand in eine größere apikale (*sp*) und eine kleinere basalwärts gekehrte Zelle (Querzelle Fig. 558, *10*) zerlegt. Estere ist das Tetrasporangium. Sind die Sporen aus ihm ausgeschlüpft, so bleibt nur ein Netzwerk übrig, bestehend aus der Mittelrippe, den Randzellen und den sie verbindenden flachen Querzellen (Fig. 558, *10*). Sarcomenia schließt sich mit einer kleinen von Weber van Bosse beschriebenen Modifikation an, und prinzipiell verschieden sind auch die Vorgänge bei Caloglossa nach Cramer nicht. Die neben der Mittelrippe liegenden Flügelzellen erfahren nicht die üblichen Teilungen durch schräge Wände wie bei rein vegetativen Sproßabschnitten; sie bleiben vielmehr relativ lang und zerfallen dann auch durch Wände, welche zur Längsrichtung des Thallus senkrecht stehen, in eine Sporangienmutterzelle (*sp*) und eine Querzelle (Fig 558, *2*). Der Rand des Thallus wird zur Tetrasporenbildung nicht mit verbraucht, der Unterschied von Taenioma aber besteht darin, daß sich Tetrasporangienreihen zu beiden Seiten der Mittelrippe bilden.

Die Querzellen werden nach Cramer durch zwei zur Thallusfläche parallele Wände in drei übereinander liegende Zellen zerlegt. Die mittlere (innere) von ihnen bleibt unverändert. Die beiden den Flächen zugekehrten Zellen aber entsenden in der Richtung gegen die Thallusspitze Fortsätze (Fig. 558, *2*), welche mit der nächstoberen Querzelle in Verbindung treten (durch sekundäre Tüpfel?). So entsteht ein dichtes Maschenwerk steriler Zellen. Das ist nach Cramer von Bedeutung, weil sonst wohl die bekanntlich einschichtigen Thallusflügel nach dem Austritt der Tetrasporen zerfallen würden.

Bei Delesseria sanguinea werden die jungen Sporophylle nach Svedelius mehrschichtig, indem sich von der Mittelschicht (Fig. 558, *5*), Fadenreihen erheben. Die Endzellen von gewissen Fäden (*sp* Fig. 558, *6*, *7*) schwellen an und werden zu Tetrasporangien. Diese sind zunächst oberflächlich, werden aber durch Nachbarzellen überwallt und sind nun scheinbar endogen (Fig. 558, *7*, *8*) in zwei Schichten dem Sporophyll eingelagert. Kylin bestätigte das.

Bei Phycodrys (Delesseria) sinuosa stehen die Sporangien nicht wesentlich anders als bei Delesseria, das ergibt sich ohne weiteres aus Kylins Fig. 558, *8*. Die Entstehung ist freilich etwas anders. Erst nachdem die axile Hauptreihe einige Rindenzellen nach auswärts abgegliedert hat, entsenden die inneren Zellagen (meist nach rückwärts gekehrte) plasmareiche Fortsätze, welche dann, durch eine Wand abgetrennt, die Sporangienanlage darstellen. Mir scheint, es handle sich überall um Seitenzweige der zur Rindenbildung bestimmten Äste, und das ist nicht bloß bei den Delesseriaceen der Fall, wenn auch die Teilungsmodalitäten im Einzelnen manche Abweichungen aufweisen.

Ist bei den Delesserien u. a. die Tetrasporenbildung an die bereits vorhandenen Rippen geknüpft, so wird bei den Nitophyllum-Arten das typisch einschichtige Laub erst zu diesem Zweck mehrschichtig gemacht, ja es kann an solchen Stellen ein axiler Faden in die Erscheinung treten. In den so gebildeten Polstern liegen dann die Tetrasporangien in zwei Schichten, wie das in unserer Gruppe so häufig vorkommt.

Die Tetrasporen tragenden Zweiglein, die bei Delesseria u. a. so charakteristisch entwickelt sind, kann man schon als Stichidien nach der älteren Nomenklatur, als Tetrasporophylle nach einer neueren Bezeichnungsweise, kennzeichnen.

Solche Stichidien treten nun fast noch auffallender bei Plocamium auf (vgl. auch S. 284). Einzelne oder zahlreiche der einseitig angeordneten letzten Verzweigungen werden nach Nägeli — verästelt oder unverästelt — zu den oben genannten Organen umgewandelt. In jedem einzelnen der abgeflachten Stichidien liegen die Sporen in zwei Längsreihen neben der Zentralachse (Fig. 559).

Die Tetrasporangienbildung der Rhodomelaceen beschrieb wiederum Falkenberg, dann auch Kylin, nachdem schon von älteren Autoren manches berichtet war.

Die Tetrasporen unserer Gruppe, die wohl immer tetraedrisch geordnet sind, entstehen nur in polysiphonen Sproßabschnitten (Fig. 560, *1*). Solche sind ja bei den meisten Formen direkt gegeben, bei Dasyeen, Lophothalieen usw. aber werden monosiphone Äste zum Zwecke der Sporenbildung polysiphon.

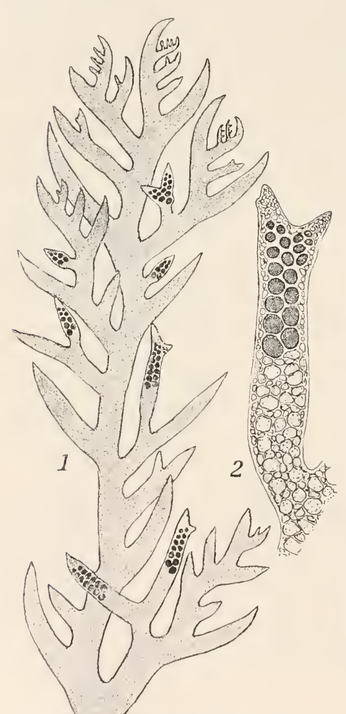


Fig. 559. Orig. *Plocamium coccineum*. *1* Sproßsystem mit Stichidien. *2* Einzelnes Stichidium.

Ein Sporangium geht niemals aus der axilen Zelle hervor, sondern stets aus einer Perizentrale. In dieser gehen Teilungen vor sich „wie bei Beginn der Rindenbildung" d. h. durch eine schräg gestellte Wand wird nach außen zunächst eine kleinere Zelle (Deckzelle d^1 Fig. 560, 6^a 6^b) abgegliedert, dann folgt an der gleichen Perizentrale in der entgegengesetzten Richtung eine zweite Deckzelle (d^2 Fig. 560, 7^a). Damit ist das junge Tetrasporangium von der Außenwelt abgeschlossen, es zerfällt dann noch durch eine Querwand in eine obere größere Zelle, in welcher die Sporen entstehen und in eine untere, kleinere, die Tragzelle (*tr* Fig. 560, 7^b). Die Entwicklung hat große Ähnlichkeit mit der Prokarpbildung in der gleichen Gruppe. Die später aus der Mutterzelle gebildeten Tetrasporen treten zwischen den auseinander gedrängten Deckzellen hervor.

Der eben geschilderte Modus der Tetrasporangienbildung kehrt der Hauptsache nach in allen Gattungen der Rhodomeleen wieder, auch wenn ihre Sprosse im einzelnen ganz abweichend gebaut sind. Selbst Odonthalia, Cliftonaea, Amansia, Vidalia u. a. entwickeln sekundäre Perizentralen zu Tetrasporangien, wie aus Fig. 560 ohne weiteres ersichtlich ist, und sogar Chondria läßt den gleichen Bildungsmodus erkennen (Fig. 560, *3*), obwohl hier im erwachsenen Zustande die Zellen isoliert sind und die Tragzelle erheblich gestreckt wird. Laurencia macht nach Kylin eine unbedeutende Ausnahme. Die Tetrasporangien stehen an Zellen, welche außerhalb der Perizentralen liegen. Im übrigen wiederholt sich hier die schon bei den Delesserien gegebene Regel: Die Tetrasporangien sind Seitenzweige der Rindenfäden.

Die Formen, welche eine Berindung herbeiführen, sowie diejenigen, welche in den Perizentralen eine Etagenteilung eintreten lassen (Rhodomela, Bostrychia usw.) zeigen noch einige kleine Besonderheiten, doch sei dieserhalb auf FALKENBERG verwiesen und nur betont, daß in solchen Fällen die Deckzellen meist auch in Etagen zerlegt werden.

Ist nun auch die Entstehung der Tetrasporangien in den Geweben der Rhodomelaceen eine relativ einheitliche, so ist doch ihre Stellung an den Sprossen mancherlei Variationen unterworfen.

Am einfachsten verhalten sich wieder die normalen Polysiphonien; bei ihnen liefert jedes Segment der fertilen Äste ein Tetrasporangium, und zwar

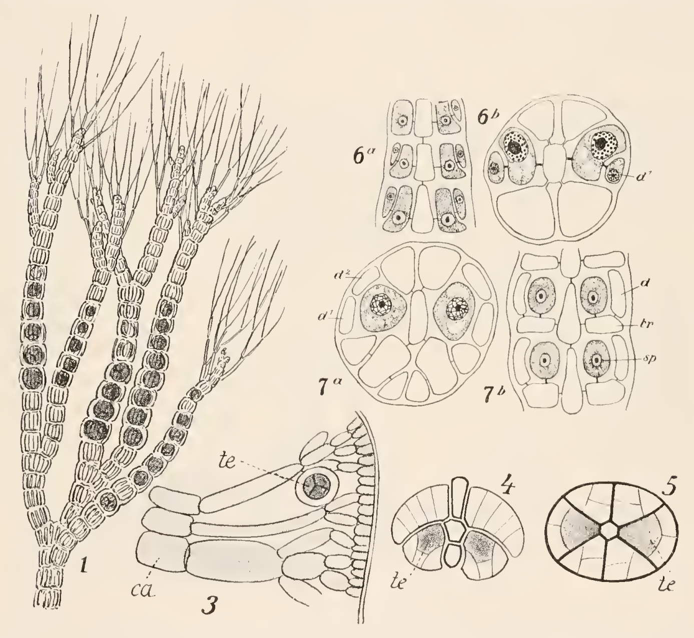


Fig. 560 n. BORNET, FALKENBERG u. KYLIN. Tetrasporangien und deren Bildung. *1 Polysiphonia paradoxa;* Zweig mit Tetrasporangien. *3* Längsschnitt durch ein Sproßstück von *Chondria*. *4* Querschnitt durch ein Sprößchen von *Amansia glomerata*. *5* Querschnitt des Sprosses von *Odonthalia*. *6* u. *7* Längs- und Querschnitte tetrasporenbildender Sprosse von *Rhodomela*. *te* Tetrasporangien, *ca* Zentrale Achse, *pc* Perizentralen, *tr* Tragzelle, *d* Deckzellen.

geht dasselbe aus der ältesten Perizentrale (vgl. S. 308) hervor. Diese liegen dort, wo keine Seitenorgane gebildet werden, annähernd übereinander, und so resultieren in solchen Fällen auch Sporangienreihen, welche den Zweigen etwa das in Fig. 560, *1* wiedergegebene Aussehen verleihen. Wo aber Seitenorgane auftreten, mögen diese als Lang- oder Kurztriebe verschiedener Art entwickelt sein, steht bekanntlich bei Polysiphonia die erste Perizentrale seitlich neben diesen. Sind demnach die Seitenorgane spiralig geordnet, dann trifft das nämliche für die aus den ältesten Perizentralen hervorgehenden Tetrasporangien zu.

Bei anderen Gattungen und Gruppen sind es andere, aber auch bestimmte Perizentralen, welche den Tetrasporangien den Ursprung geben. Die Einzelheiten sind schier endlos. Erwähnt sei nur noch, daß oft alle Perizentralen eines Segmentes Sporangien erzeugen, z. B. bei Bostrychia, Dasya u. a. Doch kommen in der gleichen Gattung Abweichungen vor.

Durch die Tetrasporenbildung wird bei den Polysiphonien und zahlreichen anderen Formen der Wuchs der fertilen Äste gegen die sterilen nicht wesentlich verändert; sie erscheinen, wie auch in Fig. 560, *1* erkennbar, nach wie vor als Langtriebe.

In anderen Fällen aber nehmen die Tetrasporen tragenden Zweige den Charakter von Kurztrieben an, die dann nicht selten mehr oder weniger abweichenden Habitus erhalten. Das gilt z. B. von Chondria u. a., besonders aber von Bostrychia, Dasya (Fig. 561, *2*), bezüglich deren wir schon oben erwähnten, daß häufig monosiphone Kurztriebe zwecks Tetrasporenbildung auf kürzere oder längere Strekken polysiphon werden. Das sind wieder typische Stichidien, die nun auch bei anderen Rhodomeleengruppen in wechselnden Formen auftauchen können; sie alle zu besprechen ist unmöglich. Wenn zwischen den typischen Stichidien und normalen Sprossen alle Übergänge gefunden werden, so ist das nicht überraschend.

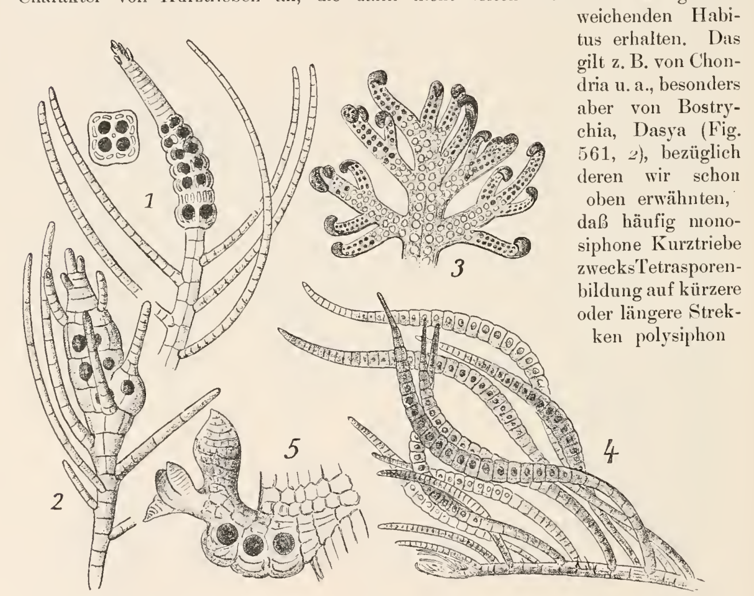


Fig. 561. Stichidien n. FALKENBERG. *1 Murrayella periclados. 2 Doxodasya bulbochaete. 3 Vidalia volubilis. 4 Herposiphonia tenella. 5 Leveillea jungermannioides.*

Die dorsiventralen Rhodomelaceen, wie Herposiphonia, Placophora, Pollexfenia usw. wurden in diesem Kapitel bislang nicht erwähnt; weil manches, was an den Tetrasporen tragenden Ästen solcher Gattungen bemerkenswert ist, in augenfälligerer Form an den Sexualsprossen wiederkehrt, fassen wir uns hier kurz.

Die Tetrasporen bildenden Zweiglein erhalten bei Herposiphonia, Pollexfenia, Placophora u. a. den Habitus der gewöhnlichen Polysiphonia-Sprosse,

d. h. sie sind radiär und bilden Tetrasporangien nach den oben für solche Formen gegebenen Regeln.

Das ist aus Fig. 561, *4* für eine Herposiphonia sofort ersichtlich, und mehrfach beschrieben ist, daß bei Placophora Sprößchen vom Wuchs der üblichen Stichidien aus dem Rande des krustigen Thallus hervorbrechen. In ähnlicher Weise wird der wachsende Thallussaum von Pollexfenia cristata in normale Stichidien aufgelöst; Pollexfenia pedicellata u. a. entwickeln kurze Sporensprosse aus der Thallusfläche an den Stellen, die gewöhnlich Haartriebe produzieren.

Dorsiventral dagegen bleiben die Sporen produzierenden Sprosse der Amansieen (vgl. auch Fig. 560, *4*). Es sind das bei Amansia, Vidalia usw. schmale Flankensprosse, die sich besonders bei letzterer Gattung zu reich verzweigten Stichidien entwickeln können (Fig. 561, *3*), doch werden z. B. bei Am. Kützingioides Harv. daneben Adventivsprosse auf der Thallusfläche zu gleichem Zwecke verwendet.

Auch die relativ kurzen Seitentriebe der Cliftonaea behalten trotz Sporenbildung die Form der normalen Sprosse dieser Gattung bei, ebenso ist es bei Leveillea (Fig. 561, *5*). Hier tragen die mit Phyllocladien bebesetzten jungen Seitensprosse nur an ihrer Basis Tetrasporangien, die sich ungemein weit nach außen vorwölben. Nach Entleerung derselben dürfte die Sproßspitze zu weiterer Entwicklung fähig sein.

b) Die Entwicklung der Tetrasporen.

Die ersten präzisen Angaben über die Entwicklung der Tetrasporangien, soweit es die inneren Vorgänge betrifft, machte Yamanouchi; ihm folgten Lewis, Svedelius, Kylin. Die Angaben von Davis erwiesen sich als ungenau. Nach Kuckucks Mitteilungen geht der Fertigstellung der Tetrasporen eine „Vakuolisierung" voraus. Das Plasma wird schaumig, die Chromatophoren, welche anfänglich der Wandung der Mutterzelle anlagen, stellen sich zeitweilig senkrecht zu dieser. Später, in den Tetrasporen, nehmen sie wieder die Peripherie ein, umgeben aber auch zum Teil den Kern. Das erinnert an manche Braunalgen. Die oben genannten Verfasser haben auf diese Dinge wohl nicht immer genügend geachtet, sie befaßten sich fast ausschließlich mit den Kernteilungen. Die Tetrasporen tragenden Pflanzen zeigen bei allen Mitosen 40 Chromosomen, und diese Zahl wird auch noch beibehalten, wenn das junge Tetrasporangium von der Tragzelle getrennt wird. In ihm wird ein großer Kern beobachtet, welcher die Mitte der Zelle einnimmt (Fig. 562, *1*). Tritt er in das Stadium der Diakinese, so zeigen sich (Fig. 562, *2*) 20 Doppelchromosomen; alsdann entsteht inmitten der Mutterzelle, parallel deren Längsachse die Spindel (Fig. 562, *3*), welche heterotypisch 2 Kerne bildet. Diese teilen sich dann homöotypisch, wobei die beiden Spindeln (Fig. 562, *4*) zu einander senkrecht stehen. Die entstandenen 4 Kerne rücken ziemlich weit gegen die Mitte des Tetrasporangiums vor, und durch Einschnitte, welche von der Wand aus vordringen, wird dann der Inhalt in vier gleiche Teile zerlegt (Fig. 562, *5*, *8*). Diese Art der Reduktionsteilung wird in gleicher Weise für Griffithia, Delesseria, Rhodomela u. a. geschildert. Für Polysiphonia lauten die Berichte von Yamanouchi etwas anders. Auch bei dieser Gattung werden in der Diakinese 20 Doppelchromosomen gebildet, diese zerfallen aber in 80 und nun folgen ganz rasch aufeinander 2 Spindeln, die auf einmal vier Gruppen mit je 20 Chromosomen liefern. Der Endeffekt ist freilich immer der gleiche, es findet eine Reduktion der Chromosomenzahl bei der Tetra-

sporenbildung statt und das dürfte nach dem, was jetzt an Beobachtungen vorliegt, für die Mehrzahl der Florideen gelten, welche diese Gebilde führen, wenn auch gelegentlich abweichende Zahlen wahrgenommen wurden, z. B. hat Corallina nach YAMANOUCHI 48 bzw. 24 Chromosomen. Die Sporae cruciatim divisae haben vielleicht ganz allgemein eine etwas abweichende Entwicklung.

Die Wände, welche die Tetrasporen von einander sondern, sind keine Zellulose-Wände. Bei Delesseria haben sie nach SVEDELIUS eine eigenartige Struktur (Fig. 562, *8*); eine schleimige Masse wird von Plasmafäden durchsetzt. Weiter reichende Angaben liegen kaum vor. Auch über das Ausschlüpfen aus den Mutterzellen weiß man wenig.

Trotz der Vielkernigkeit der vegetativen Zellen sind bei Griffithia die Tetrasporangien in der Jugend einkernig; dem ist aber nicht immer so.

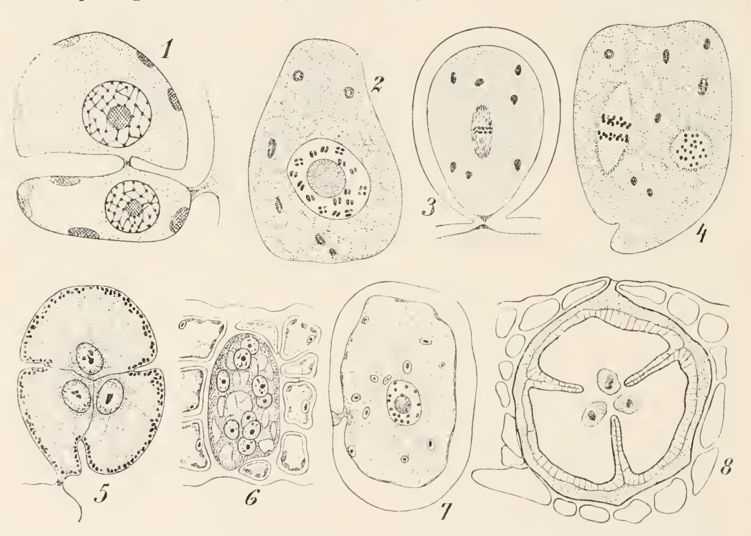


Fig. 562. Tetraeporen-Entwickung. *1, 2, 4 Rhodomela* n. KYLIN. *3 Griffithia* n. KYLIN. *5 Polysiphonia* n. YAMANOUCHI. *6, 7 Nitophyllum* n. SVEDELIUS. *8 Delesseria sanguinea* n. SVEDELIUS.

Nitophyllum (SVEDELIUS) hat mehrkernige somatische Zellen. Die Tetrasporangienanlage wird auch durch wiederholte Teilung mehrkernig (Fig. 562, *6*), in den Mitosen, die dazu führen, zählt man 40 Chromosomen. Nun degenerieren einige der so gebildeten Kerne, andere aber teilen sich weiter und es ist äußerst auffallend, daß bei diesen Teilungen die Chromosamenzahl plötzlich auf 20 herabgesetzt wird. Doch auch die Kerne mit der reduzierten Zahl gehen zu Grunde bis auf einen (Fig. 562, *7*). Dieser teilt sich normal und liefert 4 Kerne, welche dann in die Tetrasporen eingehen. Martensia verhält sich in der Hauptsache ähnlich, bei ihr werden Tetrasporangienanlagen nicht selten von anderen stärker wachsenden verdrängt. Einen Gegensatz zu diesen Gattungen mögen gewisse Corallineen bilden, bei welchen im Tetrasporangium statt der 4 regelmäßig nur 2 Sporen gebildet werden. Dies alles zeigt m. E. daß die Tetrasporen bei den Florideen

vielleicht doch nicht so einheitliche Gebilde sind, wie man gemeinhin annimmt; und die Vorgänge bei Nitophyllum, wie auch bei Martensia könnten wohl zu phylogenetischen Spekulationen reizen. Darauf verzichten wir, weisen aber auf die Ähnlichkeit von Tetra- und Polysporen hin.

Nicht selten beobachtet man auf den Geschlechtspflanzen Tetrasporen oder diesen ähnliche Fortpflanzungsorgane. Bildet das auch nicht die Regel, ist es doch von erheblichem Interesse. Lewis hat zuerst für Griffithia gezeigt, daß es sich wohl um Monosporen handelt, in welchen die Tetradenteilung und damit auch die Reduktion ausbleibt. Svedelius untersuchte die entsprechenden Gebilde bei Nitophyllum punctatum. In der Tetrasporangienanlage, die auch vielkernig ist, gehen alle bis auf den einen „siegenden" Kern zu Grunde, dieser aber erfährt keine Teilung; die ganze Zelle, welche er beherrscht, wird zu einer Monospore. Andere Fälle müssen neu geprüft werden. Wir kommen später darauf zurück.

3. Brutzellen und Brutknospen.

Neben den Tetrasporen kommen in der Familie der Ceramiaceen noch andere ungeschlechtliche Fortpflanzungs-Organe vor, die kurzer Erwähnung bedürfen. In recht auffallender Weise treten aus den Rindengürteln der Ceramien (Fig. 563, *4*) große, fast kugelige Zellen hervor, welche späterhin nackte Zellen in erheblicher Zahl entleeren; mit Nägeli nennen wir diese Polysporen. An den gleichen Exemplaren und oft in den gleichen Gürteln kommen Tetrasporangien normal zur Beobachtung. Wenn auch eine zytologische Untersuchung noch aussteht, so kann man nach der ganzen Entwicklung wohl sagen, daß die Polysporen modifizierte Tetrasporen sind. Das gleiche scheint mir für die Polysporen — Parasporenfrüchte nennt sie Schmitz — zu gelten, welche bei Ptilota elegans von Pringsheim, bei Antithamnion von Schmitz und Schiller gefunden wurden, nicht minder für ähnliche Gebilde bei Pleonosporium (Nägeli). Auch hier handelt es sich um Organe, die offensichtlich an Stelle der Tetrasporangien stehen (Fig. 563, *3*). Wiederum werden zahlreiche, zunächst strahlig geordnete Zellen gebildet, welche nachher im nackten Zustande austreten, um alsbald zu keimen. Nicht ganz sicher bin ich, ob auch die von Kylin beschriebenen Gebilde bei Callithamnion Hookeri gleich beurteilt werden dürfen.

Etwas abweichend sind vielleicht auch die Polysporengruppen, welche an den Spitzen der Ceramiumsprosse in großen Haufen sichtbar werden. Es dürfte sich hier um eine Umwandlung der Spitzenzellen handeln und damit um eine etwas andere Entstehung als sie bei Tetrasporen üblich ist.

Allen diesen Organen möchte ich dann die Parasporen gegenüber stellen, deren einfachste Vertreter wir wohl bei Monospora finden. Bornet beschreibt große, eiförmige, stark mit Reservestoffen gefüllte Zellen (Fig. 563, *1*), welche von einer kleinen inhaltsarmen Zelle getragen werden. Die großen Zellen trennen sich mitsamt ihrer derben Membran von der Stielzelle, sie können sowohl am morphologischen Ober- wie Unterende zu Fäden auswachsen, wobei mindestens die äußeren Schichten der Membran durchbrochen werden.

Reihenförmig angeordnet sind die Parasporen der Gattung Seirospora (Fig. 563, *2*), sie wurden auch „Seirogonidien" genannt und gelegentlich mit den Carposporen dieser Gattung verwechselt, bis Bornet und Schmitz die Sache klärten (s. auch Börgesen) und zeigten, daß auch die Carposporen in langen Reihen angeordnet sein können. Besagte Parasporen treten in rosenkranzförmigen, oft gabelig verästelten Reihen an den Zweigenden

auf (Fig. 563, 2). Sie entstehen dadurch, daß die Gliederzellen jüngerer Äste, oft mit Ausnahme der Terminalzelle, stark anschwellen, sich mit reichem Inhalt füllen und mit derber Membran umgeben. Die einzelnen Zellen werden, wie z. B. Nägeli angibt, durch Zerbrechen der Äste isoliert. Dann schlüpft nach Schiller der Inhalt aus und keimt wie eine Tetraspore.

Die Parasporen kommen wie die Polysporen mit Tetrasporen auf denselben Individuen vor, und Schiller, der diese Fragen studierte, glaubt, daß auch sie genetisch mit letzteren zusammenhängen. Ich kann mich davon noch nicht ganz überzeugen und deshalb behielt ich den Namen Parasporen an dieser Stelle bei. Immerhin spricht manches für Schillers

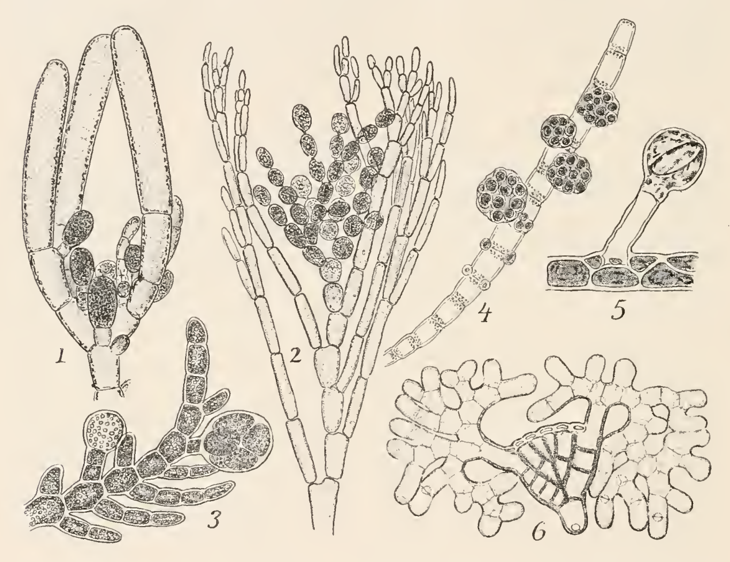


Fig. 563. *1 Monospora;* Zweigstück mit Brutzellen n. Bornet. *2 Seirospora;* Zweigstück, Orig. *3 Ptilota elegans* mit „Polysporen" n. Pringsheim. *4 „Gongroceras" Agardhianum* n. Kützing mit Polysporen. *5 Melobesia callithamnioides;* Bildung der Brutknospe auf dem Stiel. *6* Dies.; Keimung derselben n. Graf Solms.

Auffassung. Schiller findet bei Monospora nicht selten Exemplare, bei welchen die Stielzelle der Monospore ebenso groß ist wie die letztere selbst: er nennt das eine Bispore und glaubt nun, daß die Seirospora-Sporen durch wiederholte Teilung der Bisporen sich herausgebildet hätten. Jedenfalls müssen auch hier zytologische Untersuchungen weitere Klarheit schaffen. Will man die Parasporen nicht mit den Tetrasporen in Verbindung bringen, so kann man auch daran denken, daß eine Umwandlung rein vegetativer Zellen vorliegt. Janczewski berichtet, daß bei Griffithia sich die Schlauchzellen jüngerer Zweige isolieren können, um dann zu neuen Pflanzen auszuwachsen. Solche, vielleicht mehr zufälligen Vorgänge könnten bei Seirospora stabil geworden sein. Die Zukunft muß entscheiden. Ökologisch sind alle diese Gebilde Ersatz für Tetrasporen.

Der Fall von Griffithia erinnert natürlich weitgehend an die Tatsache, daß bei vielen Algen abgerissene Stücke zur Vermehrung geeignet sind.

Es gibt nun auch noch richtige Brutknospen, die etwa denjenigen der Sphacelarien an die Seite gestellt werden könnten. Graf Solms und Falkenberg haben sie für Melobesia callithamnioides beschrieben. Die Alge wächst epiphytisch. Zwecks Bildung der Brutknospen erhebt sich ein Faden (Fig. 563, *5*) über das Substrat und schwillt kopfig an. Durch wiederholte Teilung entsteht aus dem Kopf eine etwa dreieckige Zellfläche mit fächeriger Anordnung der Zellen. Das ist die Brutknospe; sie fällt vom Stiel, welcher wahrscheinlich ein neues Organ gleicher Art bilden kann, ab und wächst an ihrem breiten Ende zu einem neuen epiphytischen Thallus aus (Fig. 563, *6*).

Einen analogen Fall beschreibt Okamura für Chondria crassicaulis. Hier schwellen einzelne Ästchen stark auf, füllen sich mit Reservesubstanz, fallen ab und keimen unter günstigen Bedingungen zu neuen Pflanzen aus.

II. Die Sexualorgane.

1. Antheridien und Antheridienstände.

a) Allgemeines.

Die männlichen Organe der Florideen, die Spermatien, sind, wie wir schon oben kurz erwähnten, nicht mit irgend welchen Bewegungsorganen begabt; sie können nur passiv im Wasser treiben. Die Spermatien sind meistens annähernd kugelig und völlig farblos, von Chromatophoren sind wohl Reste nur bei Batrachospermum vorhanden. Das Plasma ist feinkörnig, der Kern recht groß.

Die Spermatien entstehen in annähernd kugeligen Zellen, die wir Antheridien nennen wollen. Solche Gebilde stellen bei Batrachospermum u. a. die letzten Auszweigungen der Wirteläste bezw. Rindenzweige dar (Fig. 564, *2*). In diesem Fall noch locker gestellt, häufen sie sich bei Helminthora (Fig. 564, *1*) an den Zweigenden zu dichten Massen. Das sind, wie wir seit Schmitz wissen, nichts anderes als reich verzweigte aber stark gestauchte Sproßsysteme. Diese nennen wir Antheridienstände. Damit weichen wir von der Bezeichnungsweise nicht weniger Forscher ab; denn Schmitz z. B. definiert Antheridium als „größere oder kleinere Gruppe von Spermatium-Mutterzellen, nebst deren Tragzellen, soweit sich diese selbständig am Thallus der Mutterpflanze abheben".

Der Name Antheridium für die fraglichen Organe geht nach Bornet-Thuret auf C. Agardh (1828) zurück, er ist von Nägeli, Bornet-Thuret u. a. unbeanstandet verwandt, und doch darf man mit Goebel wohl fragen, ob diese Benennung richtig oder zweckmäßig ist, oder ob nicht die Spermatiummutterzelle den Namen Antheridium verdient. Tatsächlich hat Graf Solms die letztere Bezeichung bei seiner Bearbeitung von Batrachospermum gewählt und wir haben sie oben bereits verwandt.

Erinnern wir zunächst einmal an die grünen und braunen Algen, so wird bekanntlich bei allen diesen als Antheridium diejenige Zelle bezeichnet, welche die Spermatozoiden erzeugt, und überall in jener Gruppe ist es für den Begriff völlig gleichgültig, ob aus einem Antheridium zahlreiche Spermatozoiden hervorgehen wie bei Codium, Vaucheria usw. oder nur wenige wie bei Oedogonium oder schließlich nur ein einziges wie bei Coleochaete. Und wenn wir bei Col. pulvinata die Zellen, welche ein Spermatozoid produzieren, Antheridien nennen, ja nennen müssen, dann, meine ich, bleibt auch gar nichts anderes übrig als zunächst bei einfachen Florideen wie Batrachospermum und weiter bei den komplizierteren das gleiche zu tun.

Natürlich soll damit auch die Homologie zwischen den gleichnamigen Organen der grünen und roten Algen kundgetan werden. SVEDELIUS lehnt das ab, er will nur von Spermatangien reden und vergleicht diese mit gewissen Organen von Pilzen (Laboulbeniaceen) usw. Er stützt sich dabei auf seine Untersuchungen an Martensia, bei welcher solche Anklänge schon vorhanden sein mögen, nicht aber bei zahlreichen anderen Florideen. Wir kommen auf die Sache zurück.

Nur konsequent ist es, wenn GOEBEL nicht blos bei der vorerwähnten Helminthora, sondern überall da wo Antheridien in Mengen beisammen stehen, von Antheridienständen spricht. Das sind dann fast immer, wie bei Helminthora, Systeme gestauchter Sprosse, die im einzelnen natürlich sehr mannigfach aufgebaut sind. Man kann die fraglichen Gebilde auch Spermatangienstände nennen — falls man das Wort für schön hält.

Die hier vorgenommene Vertauschung der Begriffe hat natürlich gewisse Bedenken, allein mir scheint es doch vorteilhaft, von der alten AGARDHschen Bezeichnung endlich abzusehen, an der wohl schon mancher Anstoß genommen hat. Sie war in erster Linie auf die Antheridienstände der Rhodomeleen gegründet und, soweit ich sehe, beruhte sie auf der ganz entfernten Ähnlichkeit dieser mit den Antheridien der Moose.

b) Die Anordnung im Besonderen.

Das Vorstehende diente der allgemeinen Klarlegung, jetzt versuchen wir, Anordnung und Aufbau der Antheridienstände für eine Anzahl von Fällen darzutun. Die Quellen für die Erkenntnis dieser Organe fließen freilich durchaus nicht gleichmäßig, die Angaben sind meistens zerstreut in mancherlei Monographien usw. Ob ich alles aufgefunden habe, bezweifle ich. Immerhin haben in neuerer Zeit die Untersuchungen von SVEDELIUS und KYLIN die Sache nennenswert gefördert.

Dem Typus des Batrachospermum folgen nicht wenige Formen, deren Verzweigungen frei liegen oder doch nur durch eine äußerst dünnflüssige Gallerte zusammengehalten werden. Diese kann von den Spermatien, auch wenn sie innen zwischen den Ästen entstehen ohne Schwierigkeit passiert werden.

Sowie aber der Zusammenschluß der Rindenfäden dichter, die Gallerte fester wird, wie z. B. bei Helminthora rücken die Antheridien völlig an die Spitzen der Rindenfäden, d. h. an die Oberfläche des Thallus, ganz so, wie wir das für die Tetrasporangien betonten. Natürlich kann das in sehr mannigfaltiger, aber nicht in gesetzloser Weise geschehen, z. B. sind bei Scinaia (Fig. 564, *4*) die Spermatangien tragenden Fäden nach SVEDELIUS scharf unterschieden von denen, welche die Rinde bezw. die sog. Epidermis aufbauen (vgl. S. 262) und speziell bei den Formen mit Zentralfaden sind die männlichen Organe nicht selten an bestimmte Stellen des Thallus gebunden; das mag an dem Beispiele von Lemanea erläutert werden. Nach den verschiedenen Autoren, welche wir bereits oben (S. 249) erwähnten, stehen die Antheridien bei Lemanea an den aufgeschwollenen Internodien; sie bilden dort bei Lemanea selbst vollständige Binden, bei der Untergattung Sacheria aber getrennte Flecken (Fig. 565, *3*, *4*). Ein Vergleich mit Fig. 471, *4* auf S. 251 ergibt, daß die Antheridien fast immer über den Enden der Längsfäden stehen. Sie stellen eben einfach die letzten Auszweigungen derselben dar, welche etwas weiter gehende Teilungen erfahren als das sonst bei den Rindenzellen der Fall ist (Fig. 565, *5*). Die unter den hellen Antheridien liegenden Rindenzellen sind hier besonders stark gefärbt.

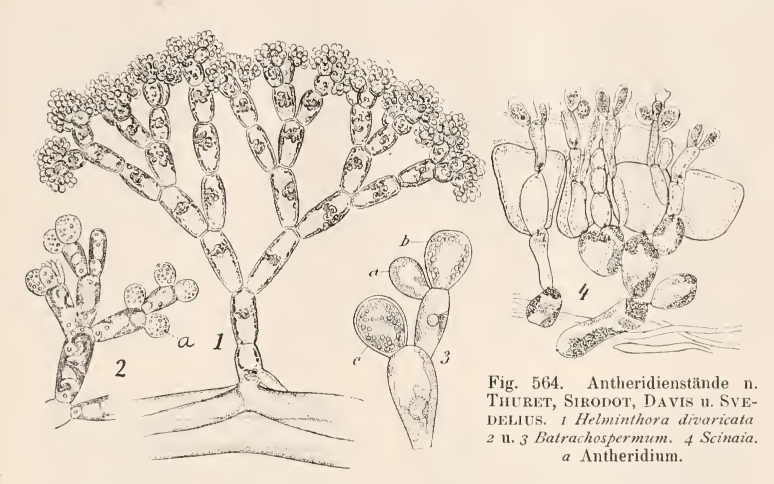


Fig. 564. Antheridienstände n. THURET, SIRODOT, DAVIS u. SVEDELIUS. *1 Helminthora divaricata 2* u. *3 Batrachospermum. 4 Scinaia. a* Antheridium.

Die mit Lemanea nahe verwandte Tuomeya hat auch eine gürtelförmige Anordnung der Antheridienstände, doch stehen dieselben an den Knoten und entwickeln sich anders (SETCHELL). Ein Zeichen dafür, daß

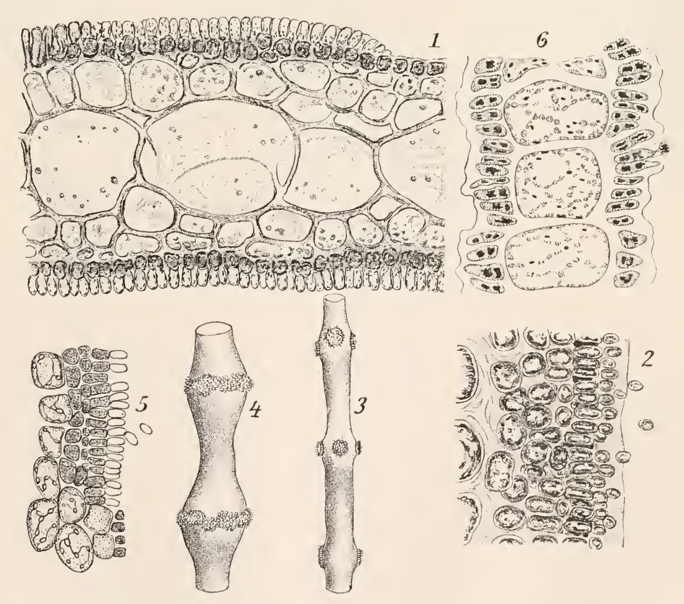


Fig. 565. Antheridienstände. *1 Rhodymenia palmata* n. THURET. *2 Grateloupia Cosentinii* n. BERTHOLD. *3 Sacheria mamillosa* n. SIRODOT. *4 Lemanea nodosa* n. dems. *5 Lemanea australis* n. ATKINSON. *6 Martensia* n. SVEDELIUS.

im nämlichen Verwandtschaftskreise Abweichungen in die Erscheinung treten können.

Auch bei zahlreichen anderen zumal knorpeligen Florideen, z. B. bei den in Fig. 565 wiedergegebenen, treten die Antheridien in mehr oder minder großen und mehr oder minder regelmäßigen Flecken oder Gruppen auf dem Thallus auf. Die Spermatangien entspringen der äußersten epidermisähnlichen Zellschicht und insofern diese auf einen fädigen Aufbau zurückgeht, tun es die Antheridien auch. Weiteres ist vielfach nicht untersucht.

SVEDELIUS u. a. nennen besagte Flecke usw. einen Sorus. Sollte man diesen Namen nicht lieber für die ungeschlechtlichen Organe der Farne usw. allein festhalten?

Nicht immer sind die Antheridienstände der Florideen so flach, wie das Fig. 565 angibt, vielmehr erscheinen sie u. a. bei Polyides als ziemlich derbe Polster (Fig. 566, *4*), welche über die Thallusoberfläche weit

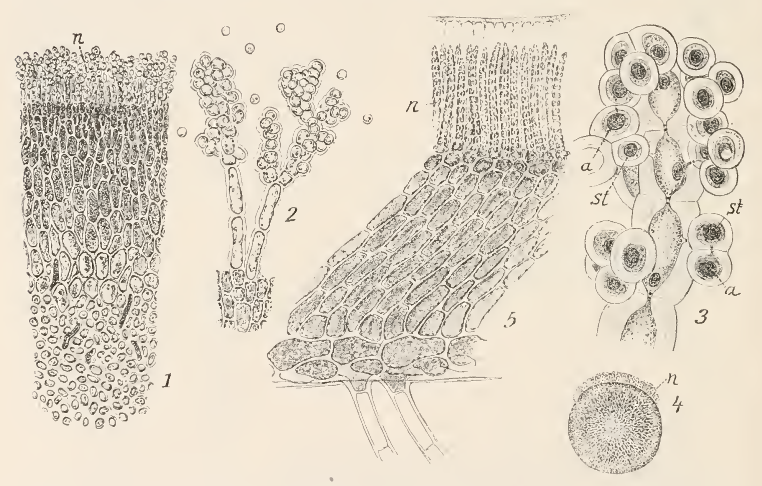


Fig. 566. Antheridienstände n. THURET u. GUIGNARD. *1—4 Polyides rotundus;* männl. Nemathecium resp. dessen Teile, verschieden stark vergr. *5 Peyssonelia squamaria. n* Nemathecium, *a* Antheridium, *st* sterile Tragzelle.

hervorragen. Diese Nemathecien, vergleichbar den Tetrasporen bildenden Organen desselben Namens, bestehen aus zahllosen parallel gestellten rindenbürtigen Fäden (Fig. 566, *1*, *2*), welche seitlich ganz kurze Sproßbüschel erzeugen. Diese haben nach SCHMITZ (im Gegensatz zu GUIGNARD) an ihrer Basis mindestens eine sterile Zelle (*st*), welche erst die Antheridien (*a*) trägt (Fig. 566, *3*). Hier haben wir also wieder ganz deutlich den fädigen Aufbau. Das ist wenigstens scheinbar anders bei Peyssonelia und deren Verwandten, wo die in Polstern zusammengeordneten Antheridien kettenförmig gereiht sind (Fig. 566, *5*).

Im Gegensatz zu solchen Polsterbildungen machen sich bei nicht wenigen anderen Florideen männliche Konzeptakeln bemerkbar (vgl. auch das über Tetrasporen Gesagte, S. 349), z. B. sitzen die Antheridien der Galaxauren und ihrer nächsten Verwandten unter der Oberfläche in Höhlungen, welche durch einen Porus mit der Außenwelt in Verbindung

stehen, und ähnlich ist es bei Gracilaria (Fig. 567, *1*). Solche Bildungen brauchen aber nicht bei allen Gliedern einer Familie gleichmäßig aufzutreten; nicht für alle Sphaerococcaceen werden männliche Konzeptakeln angegeben und Scinaia bildet ja ihre Antheridien auch rein oberflächlich aus, obschon sie sonst der Galaxaura recht nahe steht.

Die auffallendsten Konzeptakeln mit Antheridien führen die Corallinaceen (Fig. 567, *2*, *3*). Die fraglichen Höhlungen entwickeln und gestalten sich genau wie die Tetrasporen-Konzeptakula an den Zweigenden (vgl. S. 349); Thuret und Solms haben auch dies geschildert. Boden und untere Teile der inneren Seitenwandung sind mit Antheridien ausgekleidet, während die oberen Regionen paraphysenähnlich entwickelt sind. Die antheridienbildenden Teile bestehen (Fig. 567, *4*) aus dicht palissadenähnlich gestellten Fäden, welche infolge mehrfacher Verzweigung auf ihrem Scheitel sterigmenähnliche Zellchen tragen, die gelegentlich nach Solms

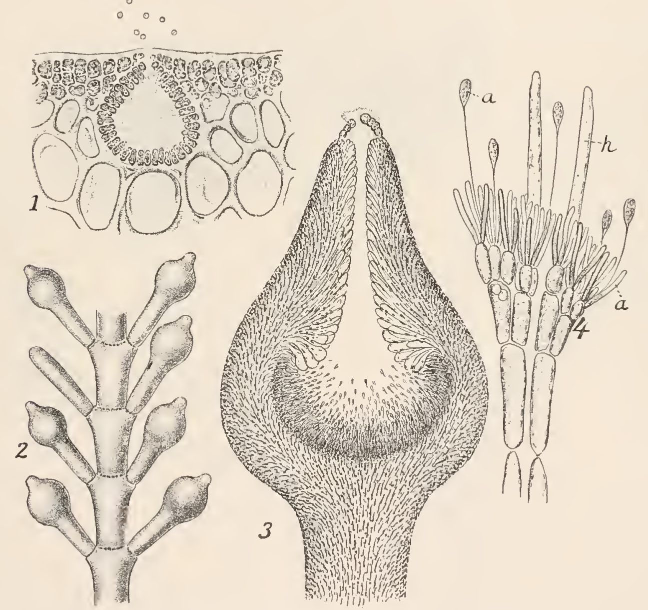


Fig. 567. Antheridienstände usw. n. Thuret, Graf Solms, Guignard. *1 Gracilaria confervoides. 2 Corallina mediterranea;* Sprosse mit endständigen Konzeptakeln. *3* Dies.; männl. Konzeptakulum im Längsschnitt. *4 Cor. mediterranea;* Antheridienstände. *a* Antheridien verschiedenen Alters. *h* Haare.

mit längeren Haaren gemischt sind (*h* Fig. 567, *4*). Aus den stäbchenförmigen Zellen entstehen die Spermatien.

Das letztere gilt für Corallina und ihre nächsten Verwandten. Bei den Melobesien ist die Entwicklung eine andere. In den Konzeptakeln fehlen die Haare, die Spermatien werden reihenweise abgeschnürt.

Die in ihrem vegetativen Aufbau vielfach charakteristischen Delesseriaceen, Rhodomeleen und Ceramiaceen haben wenigstens zum Teil auch besonders ausgestaltete Antheridienstände.

Bei Delesseriaceen wie Calaglossa freilich bieten dieselben noch wenig besonderes, sie stehen nach CRAMER zu beiden Seiten der Mittelrippe, vorzugsweise gegen die Sproßenden hin, doch sind sie auch über ganze sog. Internodien in zusammenhängender Kruste verteilt. Ähnlich dürften sich Formen wie Delesseria Hypoglossum u. a. verhalten. Nitophyllum und Martensia haben ebenfalls die Spermatangien in Form von Flecken und Krusten angeordnet. Bei letzterer Gattung stehen sie auf den Balken des Netzwerkes. Der anfangs einschichtige Thallus gliedert auf beiden Flächen (Fig. 585, *5*) kleine Zellen ab, welche dann Spermatien produzieren. Demgegenüber bildet Delesseria sanguinea

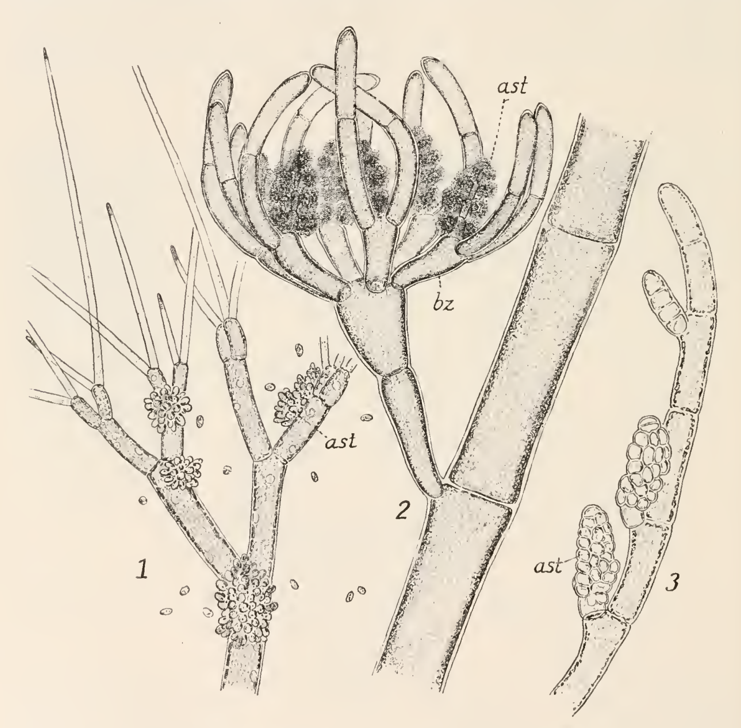


Fig. 568. Antheridienstände (*ast*) n. THURET. *1 Callithamnion corymbosum. 2 Griffithia setacea. 3 Spermothamnion flabellatum. bz* Basalzelle.

besondere männliche Sprosse ganz analog den Tetrasporophyllen aus. Hier wie dort sind es Endzellen der thallusauswärts gekehrten Fadenreihen, die zu Spermatangien werden. Diese sind über die ganze Fläche verteilt, nur der Rand bleibt frei (SVEDELIUS). Über andere Delesseriaceen liegen nur spärliche Nachrichten vor; am ausführlichsten behandelt sie wohl KYLIN.

Unter den Ceramiaceen bieten die Callithamnien meistens noch nichts absonderliches, und es ist z. B. nicht schwierig, die Antheridienstände von Callithamnion corymbosum (Fig. 568, *1*) auf ein System ge-

stauchter Sprosse zurückzuführen. Ebensowenig erweckt es Befremden, wenn schon Cramer und Nägeli berichten, daß bei Ceramium die Antheridien Krusten bilden, welche die Rinde überziehen. Die Krusten sind eben nichts anderes als die letzten Enden der Rindenzweiglein, die ja genügend besprochen wurden.

Etwas abweichend von dem bei Ceramiaceen Üblichen sind schon die Antheridienstände von Griffithia. Die Pflanze bildet wirtelig gestellte, wenigzellige Zweiglein und diese tragen am oberen Ende der Basalzelle (*bz* Fig. 568, *2*) den Antheridienstand, welcher seinerseits unverkennbar wiederum aus kurzen, sehr dicht gestellten und reich verzweigten Wirtelästen aufgebaut wird. Noch fester geschlossen sind die Antheridienstände von Spermothamnion, Lejolisia u. a., sie erscheinen als zapfenartige Gebilde von parenchymatischem Aufbau (Fig. 568, *3*); indes kann man sich auch hier überzeugen, daß die Struktur auf reduzierte, kongenital verwachsene Sproßsysteme zurückgeht.

Die Antheridienstände der Lejolisien usw. leiten bequem hinüber zu denjenigen der Rhodomelaceen, die in ihren bekanntesten Gestalten auch zapfenartig entwickelt sind (Fig. 569).

Die Rhodomelaceen verwenden nämlich entweder (z. B. bei Rhodomela Fig. 569, *3*) die polysiphonen Sprosse direkt zur Antheridienbildung, oder sie lassen die männlichen Organe (Fig, 569, *1*, *2*) in charakteristischer Weise („blattbürtig") an den Haartrieben entstehen. Genau dasselbe gilt auch für die weiblichen Sexualsprosse, und wir werden in dem Abschnitt, welcher von letzteren handelt, noch mancherlei Vergleichsmaterial in dieser Richtung zu bringen haben.

Zwecks Bildung der Antheridien teilen sich die Rindenzellen kurzer Sprosse von Rhodomela häufiger und reichlicher als das sonst üblich ist, und so entsteht bald auf den Enden der Kurztriebe eine dichte Lage fast farbloser Zellen (Fig. 569, *3*), die später ihre Spermatien entlassen, s. Kylin.

Die flachen Sprosse von Odonthalia verhalten sich nicht wesentlich anders, etwas abweichend sind dagegen die blättchenartigen Antheridienstände von Leveillea (Fig. 570, *2*) und die dreiseitigen von Euzoniella (Fig. 570, *1*). Hier werden die Ränder resp. Kanten nicht mit in die Antheridienbildung eingezogen.

Von solchen Gattungen scheinbar scharf getrennt sind die Polysiphonien und zahlreiche andere. Hier wird ein monosiphoner Strahl (seltener deren mehrere) des Kurztriebes („Blattes") für die Antheridienbildung verwandt, und zwar meistens einer der unteren (Fig. 569). Zu dem Zwecke wird derselbe ganz oder partiell polysiphon ausgebildet, er bekommt, soviel ich sehe, diejenige Zahl von Perizentralen, die auch sonst für die größeren Zweige in der betreffenden Spezies Vorschrift ist. Später gliedern die Perizentralzellen zahlreiche farblose Zellen nach auswärts ab (Fig. 570, *3*), welche leicht als Antheridien erkennbar sind. Im Grunde handelt es sich überall um einen Zentralfaden mit den üblichen Wirtelzweigen, deren letzte Enden als Antheridien ausgebildet sind, wie das z. B. Kylin neuerdings für Laurencia dartut.

Wenn hier monosiphone Seitenstrahlen der Haartriebe plötzlich den Charakter der normalen polysiphonen Sprosse annehmen, so kann man darin wohl eine Bestätigung unserer auf S. 316 vorgetragenen Auffassung sehen, wonach Haartriebe und Normalsprosse auf die gleiche Wurzel zurückgehen, oder wonach die Haartriebe sich gar von den anderen Sprossen herleiten. Es läge also in der Ausbildung der Antheridienstände ein Zurückgreifen auf ältere Sproßformen vor.

Solche Meinungen finden auch ihre Stütze in den von THURET und FALKENBERG beschriebenen Antheridienständen der Chondria u. a. Dieselben sind fast blattartig flach (Fig. 570, *4*, *5*), sie stehen an Stelle des ersten monosiphonen Seitenstrahles der haarigen Kurztriebe. Der großzellige Rand ist steril,



Fig. 569 n. THURET u. FALKENBERG. *1 Polysiphoria rhunensis*; Zweig mit Antheridienständen. *2* Dies.; einzelner Haarsproß mit Antheridienstand (*a*). *3 Rhodomela subfusca;* Antheridienstand. *bz* Basalzelle.

dagegen werden Antheridien auf beiden Flächen erzeugt. FALKENBERG zeigt, daß diesen Gebilden im wesentlichen der Bau abgeflachter Chondria-Sprosse zukommt. (Fig. 570, *5*). wie er, etwas modifiziert, sich auch bei Herpochondria wiederfindet (S. 319): in einer Ebene verzweigte und kongenital verwachsene Systeme.

Im Gegensatz zu jenen flachen Organen kommen bei Lenormandia (Fig. 570, *7*, *8*) und wohl auch bei anderen Amansieen nach FALKENBERG kugelige Antheridienstände vor. Prinzipiell verschieden von den bislang erwähnten sind sie nicht. Auch hier wird ein Haarsprößchen mit Perizentralen ausgestattet. Doch liefern diese, wie FALKENBERG schildert, direkt die Antheridien, indem sie sich einfach quer und radial, aber nicht tangential teilen.

Zwischen den beiden Extremen, die durch Rhodomela einerseits, durch Polysiphonia andererseits gegeben sind, finden sich nun mancherlei Übergänge. Ich

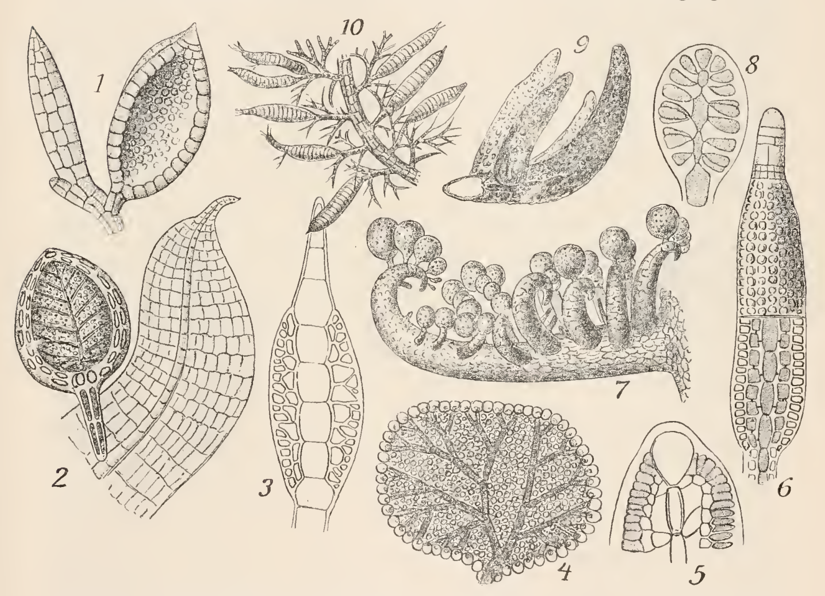


Fig. 570. Antheridienstände n. FALKENBERG. *1 Euzoniella bipartita.* *2 Leveillea jungermannioides.* *3 Lophothalia verticillata.* *4, 5 Chondria dasyphylla;* von der Fläche und im Querschnitt. *6 Bostrychia tenella.* *7, 8 Lenormandia angustifolia.* *9 Lophosiphonia subadunca.* *10 Heterosiphonia cladocarpa.*

erwähne kurz, daß Brogniartella an einem Haartrieb mehrere Antheridienstände entwickelt und daß Lophosiphonia (Fig. 570, *9*) alle Strahlen der Haarsprosse zu solchen Organen umgestaltet. Auch die Heterosiphonien zeigen solche Zwischenstufen (Fig. 570, *10*), die kaum eines Kommentars bedürfen, und fast selbverständlich ist es, daß die Dasyen und Bostrychien (Fig. 570, *6*), bei welchen ja die polysiphonen Sprosse als solche vielfach monosiphon endigen, in der Ausbildung der Antheridienstände zwischen Rhodomela und Polysiphonia in der Mitte stehen. Dazu kommt, daß ROSENVINGE bei Rhodomela auch monosiphone Triebe neben den normalen polysiphonen mit Antheridien bedeckt fand.

Die hier gegebene Darstellung wird bei denjenigen Widerspruch erwecken, welche zwischen „Blättern“ und „Sprossen“ bei den Rhodomeleen scharf scheiden. Ich legte oben (S. 317) die Gründe dar, welche mir persönlich diese Scheidung untunlich erscheinen lassen. In Konsequenz des dort Gesagten mußte hier der scheinbar scharfe Unterschied zwischen „blattbürtigen“ und „sproßbürtigen“ Antheridien verwischt werden. Wir werden auch noch zu zeigen haben, daß zwischen blatt- und sproßständigen Cystokarpien kein durchgreifender Unterschied existiert.

c) Die Entwicklung der Spermatien.

Batrachospermum, wohl der einfachste Fall, trägt die Spermatangien (Fig. 564, *3*) an den letzten Auszweigungen der Wirteläste, bei ihrer Bildung entsteht eine farblose Vorwölbung, die dann durch eine Querwand abgegliedert wird. Das erste Antheridium wird wohl terminal aus der Endzelle eines Zweiges vorgetrieben, die folgenden entstehen seitlich (Fig. 564, *3*), schieben aber gern das älteste Spermatangium zur Seite und rufen damit den Anschein einer Dicho- oder Polytomie hervor. Die Antheridien sind offenbar Zweiglein, an welchen nur eine, die Endzelle, entwickelt ist. Das ist besonders deutlich, wenn sie nicht an den freien Enden der Tragäste entstehen, sondern an weiter zurückliegenden Gliederzellen der Zweige.

Ganz ähnlich sieht die Sache bei zahlreichen anderen Gattungen aus, z. B. bei Nemalion, Helminthora und vor allem bei Scinaia (Svedelius). Reich verzweigte Fäden zwängen sich durch die farblose Rinde, die Endzellen der Zweiglein strecken sich, teilen ihren Kern, lassen den einen in das Unter-, den anderen in das Oberende wandern und schnüren dann das letztere ab. Wir haben oben das Antheridium, unten die Tragzelle nach verschiedenen deutschen Forschern benannt. Svedelius nennt die untere neuerdings Spermatangiummutterzelle. Das Wort ist etwas lang und kaum nötig. Die Tragzelle kann nach diesem ersten ein zweites, ja eventuell ein drittes Antheridium abgliedern. Es wird dann ein Fortsatz neben dem ersten seitlich herausgeschoben, natürlich nicht ohne voraufgegangene Kernteilung. Nicht selten entsteht ein Spermatangium durch Einwachsen in die entleerte Hülle eines älteren (Fig. 571, *5*). Das ist ein Vorgang, der in verschiedenen Gruppen, z. B. bei den Ceramiaceen wiederkehrt. Griffithia (Fig. 571, *7—9*) zeigt das recht hübsch.

Bei Delesseria sanguinea werden die oberflächlichen Zellen der Antheridienstände (s. S. 366) sehr plasmareich (Fig. 571, *1*), sie teilen ihren Kern und nun wird durch eine schräg gerichtete Wand das Spermatangium (*a*) von der Tragzelle (*tr*) abgegliedert. Weiterhin (Fig. 571, *2*) sendet die Tragzelle einen Fortsatz aus, dieser schiebt sich neben das vorher gebildete Antheridium, der Kern teilt sich und dann wird das Ganze wieder durch eine schräge Wand von der unteren Zelle getrennt. Damit ist der Vorgang beendet, es sitzen immer zwei Antheridien auf einer Tragzelle, bisweilen wird die Zahl vermehrt. Die Anklänge an Coleochaete sind nicht zu verkennen. Martensia hat nach Svedelius solche Antheridienpaare auf der Tragzelle nicht aufzuweisen. Die Oberflächenzellen werden durch leicht geneigte Wände geteilt, es entstehen zahlreiche, fast stäbchenartige Gebilde, welche dicht gedrängt beisammen sitzen (Fig. 565, *6*, S. 363). Jedes derselben schnürt nach außen ein Antheridium durch eine Querwand von der Tragzelle ab. Ist ersteres entleert, so wächst die letztere in dasselbe ein und bildet ein neues Organ gleichen Namens. Delesseria und Martensia unterscheiden sich also nur dadurch, daß die

jüngeren Spermatangien im ersten Fall neben, im zweiten in den entleerten älteren entstehen.

Polysiphonia läßt nach YAMANOUCHI die Spermatangien auch sukzessive aus der Tragzelle hervorgehen, diese schiebt die jüngeren zwischen die älteren ein. Rhodomela ist nach KYLIN durchaus ähnlich wie Delesseria und so geht es weiter. Es scheint mir sicher, daß auch zahlreiche andere Florideen diesen Beispielen folgen. Mit Batrachospermum beginnend gibt es eine ganze Reihe von Formen, bei welchen überall die Terminalzellen der Zweiglein das Antheridium darstellen. Die Unterschiede werden wohl bedingt durch die Zusammendrängung, welche diese Endzellen in den Antheridienständen erfahren.

Nicht alles freilich fügt sich genau diesem Schema. Polyides weicht etwas ab, wir haben (Fig. 566, S. 364) in dem Nemathecium lange Fäden parallel gestellt, aus deren Gliederzellen gehen erst sterile Zellen — gleichbedeutend mit Tragzellen — hervor und diese liefern nach SCHMITZ (s. a. GUIGNARD) die Spermatangien; ob jede nur eins oder mehrere, ist mir nicht ganz klar. Der Unterschied von Batrachospermum liegt nur in der besonders geformten Tragzelle. Champia hat nach DAVIS eine ziemlich große besonders geformte und gefärbte Zelle, diese entsendet Fadenbüschel, welche ihrerseits die Antheridien an der Spitze bilden. Das könnte sich bei erneuter Prüfung als ein Seitenstück zu Scinaia erweisen. Corallina (Fig. 571, *10*) kann leicht aus einer Häufung von Antheridien auf der Tragzelle verstanden werden. Melobesia ist etwas schwieriger, hier haben wir Reihen von Spermatien, welche der Tragzelle aufsitzen (Fig. 571, *12*), ganz ähnliches gilt von Peyssonelia (Fig. 566, *5*). Meistens wird angegeben (GUIGNARD), daß die Spermatien in den Reihen gleichzeitig entstehen. SCHMITZ meinte, sie könnten wohl zukzessive gebildet werden, etwa wie die Conidien von Aspergillus.

Die Antheridien von Batrachospermum (DAVIS) und von Nemalion (WOLFE, CLELAND) enthalten in der Jugend ein Chromatophor, das aber bald schwindet; KYLIN konnte es bei letztgenannter Form überhaupt nicht finden. Alle anderen Florideen lassen auch in den frühesten Jugendstadien keinen Farbstoffträger in die Spermatangien gelangen, geschweige denn im Alter. Das hängt zum Teil mit der Ausgestaltung der Tragzellen zusammen. Diese gleichen bei Batrachospermum normalen Gliederzellen der Zweiglein, und so ist es gewiß bei anderen Gattungen auch, vielfach aber sind schon die Tragzellen farblos. SVEDELIUS betont das besonders für Delesseria, Martensia u. a.; für die Rhodomeleen dürfte das gleiche gelten, auch für Lemanea ergibt sich das wohl aus der Fig. 565, S. 363. In diesen Fällen werden die Tragzellen oft recht inhaltsarm, wenn sie das letzte Antheridium abgegliedert haben.

Die Tragzellen sind — das ist fast selbstverständlich — überall einkernig, wo die vegetativen Elemente nur einen Kern aufweisen; aber auch da, wo die Zellen des Thallus viele Kerne besitzen, wird dafür gesorgt, daß in die Tragzellen nur ein Kern gelangt. Der dazu eingeschlagene Weg ist freilich oft verschieden. Bei Martensia z. B. (Fig. 565) schreitet die Teilung der vielkernigen Zellen so lange fort, bis jedes Teilstück nur noch einen Kern enthält. Bei Griffithia, welche ja die Antheridien auf reich verzweigten Sprößchen trägt, sind die unteren Zellen der Äste mehrkernig, die oberen einkernig.

In den Tragzellen unterliegen die Kerne bei der Teilung der üblichen Mitose. Die einfacheren Florideen (Nemalion u. a.) lassen 10 (nach CLELAND 8) Chromosomen erkennen. Bei den höher entwickelten, zumal bei

solchen, die Tetrasporen besitzen, zählte man meistens 20. Nach KYLIN würden die Kerne in den Spermatangien in den Ruhezustand übergehen, dann aber ziemlich rasch beim Ausschlüpfen der Spermatien wieder in ein Prophasenstadium eintreten, das auch die Zählung der Chromosomen erleichtert. SVEDELIUS sah ebenfalls das Prophasienstadium, nicht aber den voraufgehenden Ruhezustand. Verhalten sich wohl verschiedene Arten verschieden? Dafür spricht, daß nach KYLIN der Spermatiumkern von Lemanea



Fig. 571. Spermatienentwicklung n. SVEDELIUS u. GUIGNARD. *1—4 Delesseria sanguinea. 5—6 Scinaia. 7—9 Criffithia eorallina. 10—11 Corallina officinalis. 12—13 Melobesia membranacea. a* Antheridien verschiedenen Alters, *sp* Spermatien, *st* Stiele, *du* Durchwachsung, *d* Deckel, *k* Kern.

ziemlich lange im Ruhestadium verbleibt. Sie alle stimmen wieder darin überein, daß die Spermatangien bei der Reife nur einen Kern besitzen.

Das Protoplasma der Antheridien ist dicht, körnig; es häuft sich naturgemäß vor der endgiltigen Fertigstellung der Spermatien. Im Verhältnis zur Kerngröße ist das Plasma nicht übermäßig reichlich vorhanden. Bei zahlreichen Florideen wird der gesamte Inhalt des Spermatangiums zum Spermatium, nicht eine Spur von Plasma bleibt zurück, wenn letzteres frei wird. Die Entleerung geschieht bisweilen dadurch, daß ein Deckel sich am Scheitel abhebt (Fig. 571, *7*, *9*), oft aber auch durch Verquellen der Wandung.

Das dürfte im Einzelnen ein wenig verschieden sein. Das austretende Spermatium ist nach Schmitz nackt, und Setchell sah sogar bei Tuomeya amöboide Bewegungen. Schmitz' Angabe wird für Delesseria, Nemalion, Griffithia, Rhodomela von Svedelius und Kylin bestätigt. Guignard, Falkenberg und Yamanouchi dagegen schreiben den Spermatien eine ganz zarte Haut schon bei der Befreiung aus der Mutterzelle zu. Die Angaben müßten wohl auf Grund der neueren Erfahrungen nachgeprüft werden. Es ist ja freilich sehr wohl möglich, daß sich die Formen verschieden verhalten, und man kann sich leicht vorstellen, daß im eben behandelten Fall (ähnlich wie bei den Oogonien oder Antheridien von Fucus) sich die innerste Hautschicht des Spermatangium mit dem Inhalt zusammen von den äußeren Membranteilen löst und aus ihnen herausgleitet.

Nicht überall wird der ganze Antheridieninhalt für das Spermatium verwendet, für Delesseria beschreibt Svedelius, wie sich der Kern gegen das Oberende des Spermatangiums begibt und wie er dort (Fig. 571, *3*, *4*) Plasma in dichter Menge um sich sammelt. Dieses, erst unregelmäßig umrissen, ballt sich später vollends zu dem fast kugeligen Spermatium, das dann von einer Grenzschicht umhüllt erscheint. So tritt es dann aus dem aufreißenden Scheitel aus, von einer Membran kann wohl hier nicht die Rede sein.

Nach dem Gesagten und den Bildern bleibt ein gewisser, wenn auch kleiner Teil des Plasmas unbenutzt im Antheridium zurück und damit erinnert die Sache an andere Algen (Codium usw.). Kylin freilich bezweifelt die Richtigkeit der Sveleliusschen Darstellung in diesem Punkt.

Wie viele Florideen dem Beispiel von Delesseria — falls es überhaupt richtig — folgen, ist noch nicht zu übersehen; indes scheinen mir aus diesen Befunden die Vorgänge bei Corallina klarer zu werden (Fig. 571, *10*, *11*). Nach Guignard verlängert sich das junge Antheridium erheblich, der Kern wandert in das Oberende der Keule, Protoplasma folgt ihm und rundet sich zum Spermatium. Dieses tritt am Scheitel aus; es ist noch mit langem Fortsatz versehen. Dieser Schwanz würde nach Guignard aus dem Plasma entstehen, das für das Spermatium keine Verwendung fand. Wie weit hier feste Membranen vorhanden sind, ist nicht ganz klar. Solms und Guignard widersprechen einander. Bei Melobesia bestehen die spermatienbildenden Fäden, welche aus den Tragzellen entspringen (Fig. 571, *12*) aus einer Anzahl gleichartiger Zellen. In jeder ballt sich Plasma um den Kern und diese Masse wird dann durch eine Membran umhüllt (Fig. 571, *12*). Es wird aber nicht alles Plasma verbraucht, der überzählige, kernlose Rest desselben bleibt als Schwanz an dem eigentlichen Spermatium (*sp* Fig. 571, *13*) hängen.

Das sind etwa die Tatsachen, welche über die Spermatien und Spermatangien der Florideen bekannt sind. Manches will noch nicht so ganz einheitlich erscheinen. Klärung läßt die Zukunft erhoffen. Svedelius gab ein Schema, das zu weiteren Untersuchungen anregt.

2. Die Karpogonien und ihre Befruchtung.

Daß das Karpogonium tatsächlich das weibliche Organ der Florideen sei, ist nicht sehr früh erkannt worden. Noch im Jahre 1861 sprach Nägeli die Tetrasporen als Sexualzellen an und erst 1867 demonstrierten Bornet und Thuret den Sachverhalt klar und richtig, indem sie die Verkettung von Spermatium und Karpogonium nachwiesen.

Das letztere bildet, wie wir schon oben erwähnten, das Endglied einer kurzen Zellreihe, des Karpogonastes (Fig. 573, *1*, *7*). Dieser besteht häufig aus wenigen Zellen (speziell die Drei- oder Vier-Zahl herrscht vor), doch kann er auch komplizierter gebaut sein; er stellt z. B. bei Dudresnaya

purpurifera ein gefiedertes Zweigsystem dar. Die Karpogonäste sind bald gerade, bald charakteristisch gebogen, je nach ihrer Stellung und Lage in bezug auf andere Thalluszellen.

Der Entstehungsort der Karpogonäste pflegt die Innenrinde zu sein, d. h. bei den wirtelig verzweigten Florideen wie Batrachospermum, Dudresnaya, Calosiphonia u. a. (Fig. 572, *1*, *2*) stellen sie kurze Seitenzweiglein an älteren Teilen derQuirläste dar, bei Formen des Springbrunnentypus entwickeln sie sich meistens ebenfalls seitlich an den größeren radiären Rindenfäden, mehr oder weniger weit von der Peripherie entfernt (Fig. 572, *3*, *4*). In anderen Gruppen, z. B. in der Rhodomeleenreihe ist der meist 4-zellige Karpogonast in spezifischer Weise mit einer sogenannten Auxiliarzelle zum „Prokarp" vereinigt, er nimmt demgemäß meist auch eine andere Stellung ein als in den obigen Gruppen. Das soll im nächsten Abschnitt verhandelt werden.

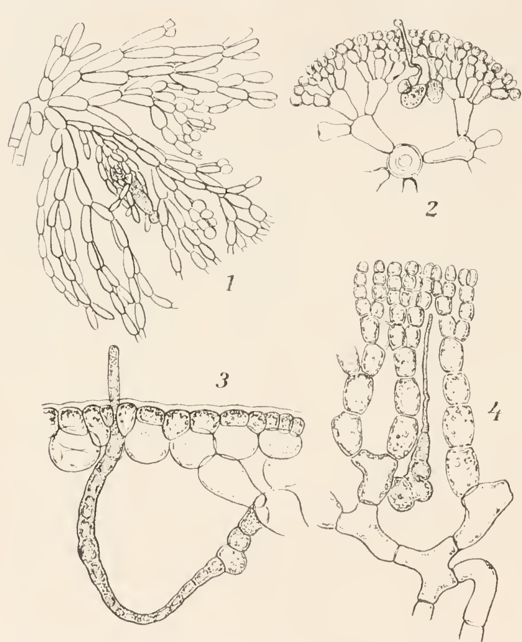


Fig. 572. Stellung der Karpogonäste n. Sirotod u. Bornet. *1 Batrachospermum.* *2 Calosiphonia.* *3 Halymenia.* *4 Nemastoma.*

Die Karpogone selbst haben bei allen Florideen im wesentlichen dieselbe Form (Fig. 573). Auf dem konisch verbreiterten Bauch- oder Basalteil erhebt sich haarartig die Trichogyne. Vielfach ist diese langgestreckt und schnurgerade (Fig. 572, *1*), bei Batrachospermum aber erscheint sie kürzer, keulenförmig (Fig. 573, *7*), ähnlich auch bei Lemanea. Die Trichogynen derTuomeya sind nach Atkinson an der Spitze gelappt, bei Grinellia sind sie nach Brannon sogar verzweigt. Vielfach werden gekrümmte Trichogynen angegeben, und bei Dudresnaya purpurifera sind sie sogar ziemlich regelmäßig spiralig eingerollt. Daneben kommen einerseits lokale Erweiterungen (z. B. Gloeosiphonia), andererseits Einschnürungen der Trichogynen vor. Letztere pflegen dann (Fig. 373, *6*, *7* Batrachospermum) unmittelbar über dem Bauchteile des Karpogons zu liegen.

Gerade Trichogynen finden sich besonders bei Gruppen wie Rhodomeleen, Ceramien usw. (Fig. 573, *8*), bei welchen das Organ fast in seiner ganzen Länge direkt von Wasser umspült wird; die oft langen und gekrümmten Trichogynen dagegen sind besonders der Cryptonemieenreihe u. a.

eigen (Fig. 572), bei welchen die Karpogonäste tief in der Rinde entstehen. Hier wird auf diesem oder ähnlichem Wege dafür gesorgt, daß die Trichogynenspitze durch die Außenrinde hindurch mit dem Wasser in Berührung kommt. Das Hervortreten der Trichogyne über die Außenrinde unterbleibt nur bei Nemalieenformen wie Batrachospermum u. a., bei denen die Zweige nicht zu einem festen Gewebe zusammenschließen und wo auch die das Ganze umhüllende Gallerte so weich ist, daß sie kein Hemmnis für die schwebenden Spermatien bildet.

Die Trichogyne pflegt im befruchtungsreifen Zustande mit farblosem Plasma dicht gefüllt zu sein, oft so, daß sie einen eigenartigen Schimmer

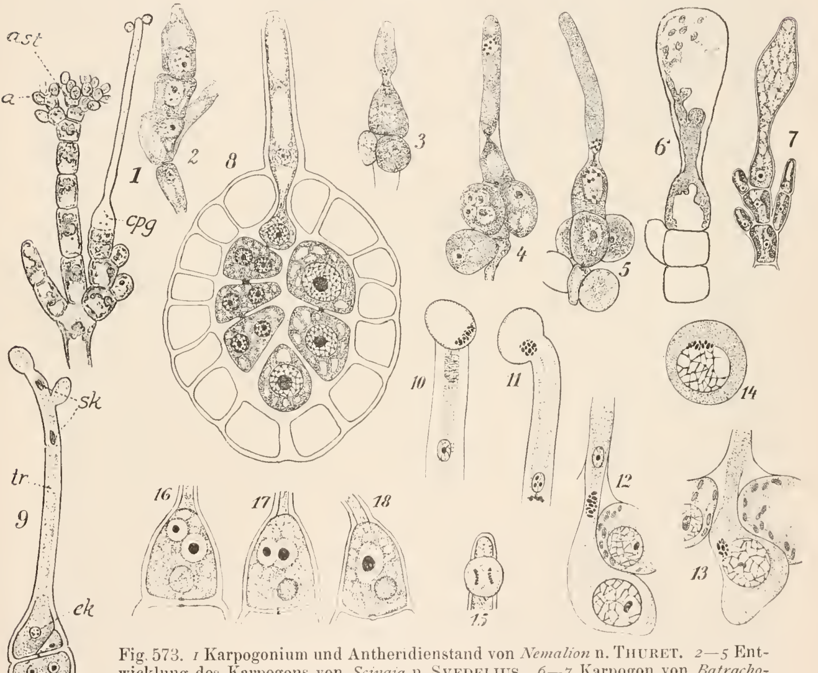


Fig. 573. *1* Karpogonium und Antheridienstand von *Nemalion* n. THURET. *2—5* Entwicklung des Karpogons von *Scinaia* n. SVEDELIUS. *6—7* Karpogon von *Batrachospermum* n. DAVIS u. KYLIN. *8* Prokarp von *Rhodomela* n. KYLIN. *9* Befruchtung bei *Dasya* n. OLTMANNS. *10—14* Befruchtung bei *Polysiphonia* n. YAMANOUCHI. *15* Spermatium von *Nemalion* n. KYLIN. *16—18* Befruchtung von demselben n. KYLIN.

zeigt. Der Bauch des Karpogoniums enthält ebenfalls reichlich Plasma, daneben je nach der Spezies einen oder mehrere Chromatophoren, deren Lappen bei Batrachospermum auch in die Trichogyne hineinreichen (Fig. 573, *6*). Pyrenoide werden meistens auch wahrgenommen. Seit SCHMITZ geben viele Autoren (WILLE, OLTMANNS, OETERHOUT, SCHMIDLE, KURSANOW) einen Kern im Bauchteil des Karpogoniums an. YAMANOUCHI aber zeigte dann für Polysiphonia mit Sicherheit, daß auch die Trichogyne (Fig. 573, *8*) einen Kern für sich enthält, nachdem WOLFE das Gleiche für Nemalion richtig behauptet hatte. Seither haben mehrere Forscher (SVEDELIUS,

Kylin, Cleland) den Trichogynkern bei den verschiedensten Gruppen nachgewiesen. Seltsam ist es, daß Davis als erster für Batrachospermum 2 Kerne im Karpogon angab; bis auf den heutigen Tag hat aber m. W. einzig und allein bei dieser Gattung niemand diesen zweiten Kern gefunden. Sollte er wirklich fehlen, was mir noch nicht sicher zu sein scheint, so würde die Froschlaichalge eine besondere Stellung in der ganzen Gruppe einnehmen. In einem etwas anderen Sinne gilt das auch für Martensia, für diese gibt Svedelius 5—6 Kerne im Karpogon an. Die Alge ist in allen vegetativen Zellen vielkernig. Bislang ist das aber der einzige uns bekannte Fall. Überall, wo sonst vielkernige Zellen vorkommen, sind die Karpogone zweikernig wie bei allen anderen Florideen.

Die ganz jungen Karpogone bilden eine inhaltsreiche Zelle, auf deren Scheitel sich zunächst eine Warze bemerkbar macht. (Fig. 573, *2*). Diese Zelle hat nur einen Kern. Die Warze streckt sich bald und wird zur Trichogyne, eine scharfe Einschnürung hebt sie meistens vom Bauchteil ab. Der Kern ist auf dieser Stufe an die Grenze von Bauchteil und Trichogyne hinaufgerückt und teilt sich alsbald (Fig. 573, *3*, *4*). Der eine Teilkern wandert in den Bauch zurück, der andere rückt in dem Maße nach oben, als die Trichogyne sich verlängert. Der Trichogynkern geht später zugrunde, oft wohl recht rasch. Dies wie auch seine Kleinheit mögen der Grund sein, daß man ihn so lange vergebens suchte.

Während der Teilung des primären Karpogonkernes, zumal in den Prophasenstadien, lassen sich die Chromosomen unschwer zählen. Die Mitose ist eine normale, eine Reduktion findet nicht statt. Die einfacheren Florideen haben bei diesem Prozeß meist 10, die komplizierteren 20 Chromosomen aufzuweisen, ganz wie die Spermatien.

Schon das mag auf die Homologie zwischen den beiden genannten Organen hinweisen. Svedelius (s. a. Davis) hält das Karpogonium für zweizellig. Die Einschnürung an der Basis der Trichogyne wäre ein Versuch zur Wandbildung. Bei den männlichen Organen entspräche die Tragzelle dem Bauch des Karpogons, das Antheridium der Trichogyne. In einem Fall wäre die obere, im anderen die untere Zelle zu spezifischer Ausbildung gelangt. Wäre die Entstehung der Spermatien überall so wie bei Martensia, so könnte man wohl zustimmen; die Vorgänge in anderen Gruppen erwecken aber vorläufig Bedenken.

Die Spermatien, deren Entwicklung wir oben schilderten, dürften auf Grund ihres spezifischen Gewichts lange schwebefähig sein; sie werden passiv durch die Wasserbewegung an ihren Bestimmungsort, die Trichogynspitze, befördert. Die riesige Menge der von jeder Spezies produzierten männlichen Organe sorgt dafür, daß diese Zufallsübertragung dennoch richtig arbeitet. An jede Trichogyne gelangen meist mehrere Spermatien (Fig. 573, *1* u. *9*) und haften dort vermutlich durch Schleim fest, den die Haut auf ihrer Außenseite gebildet hat. Schmidle sah direkt Schleimkappen an den Trichogynen von Batrachospermum.

Die Spermatien sind ja zum Teil wohl von Anfang an mit einer Haut versehen; wo sie nackt entleert werden, umgeben sie sich spätestens nach der Berührung mit der Trichogyne mit einer Membran und dann wird die Stelle derselben aufgelöst, wo männliche und weibliche Organe einander berühren (Fig. 573, *9* u. *11*). Ungefähr um diese Zeit teilt sich nach Wolfe, Schmidle, Kylin, Cleland bei Batrachospermum und Nemalion der Spermakern (Fig. 573, *15*) und beide Teilkerne wandern in die Trichogyne ein. Nur einer aber (Fig. 573, *16*—*18*) gelangt bis in den Bauch des Karpogoniums und verschmilzt mit dem Eikern. Die beiden Kerne be-

finden sich bei der Vereinigung im Ruhestadium. Die Angaben von Osterhout u. Kursanow halte ich nicht mehr für zutreffend, auch die von Wille, Oltmanns u. a. waren nicht ganz genau, obwohl Wille die Kernverschmelzung richtig beschrieb.

Batrachospermum und Nemalion nehmen aber eine Sonderstellung ein. Bei allen anderen Florideen, soweit sie bislang geprüft wurden, unterbleibt die Teilung des Spermakerns — (s. Yamanouchi, Kylin, Svedelius) (Fig. 573, *10*, *11*), er wandert als solcher in der Trichogyne abwärts und fällt dann durch die Lockerung seiner Elemente auf (Fig. 573), die besonders nach Kylin ein Prophasenstadium bedeuten. In diesem Zustand nähert sich der Spermakern dem Eikern (Fig. 573, *12—14*) und verschmilzt mit ihm. Wo mehrere Spermatien an der Trichogyne hängen bleiben, dringen auch deren Kerne bis in diese — weiter wird die Überzahl kaum kommen.

Kuckuck fand an seinem Platoma Bairdii niemals männliche Organe. Hier liegt also sicher Parthenogenesis vor, die Eizellen entwickeln sich normal. Bei Bonnemaisonia erwähnt Kylin eigenartige Vorgänge bei der Kernteilung in den Zygoten. Ob diese auf Parthenogenesis hindeuten, ist um so unsicherer, als normale Spermatien vorhanden sind. Weitere Fälle sind mir nicht bekannt.

Nach Vereinigung von Sperma- und Eikern wird der Bauch des Karpogoniums von der Trichogyne getrennt, freilich nicht durch eine normale Querwand, sondern durch einen Gallertpfropf nach der üblichen Ausdrucksweise, d. h. ähnlich wie bei Codium, Bryopsis u. a. werden in einigen Fällen sicher, in anderen wahrscheinlich der Trichogynenwand an der fraglichen Stelle Schichten von Gallertnatur aufgelagert, welche sich schließlich berühren und damit den Verschluß herbeiführen (Fig. 574, *1—4*).

Damit ist die Trichogyne außer Funktion gesetzt, sie geht meistens unter Verschrumpfen zugrunde, in einigen Fällen (z. B. Batrachospermum) bleibt sie mit Plasmaresten gefüllt (Fig. 574, *1—4*) ziemlich lange kenntlich, ohne indes noch eine Bedeutung zu haben.

Die befruchtete und abgegliederte Eizelle erhält keine Membran, die von derjenigen des Karpogoniums unabhängig wäre, vielmehr bleibt sie von dem letzteren umschlossen.

Wie bei Coleochaete, Vaucheria, Fucus usw. kann man die befruchtete Eizelle auch bei den Florideen Oospore (Zygote) nennen, und wie bei den Fucaceen besitzt diese kein Dauerstadium, sie treibt vielmehr sofort (Fig. 574, *1—4*) nach verschiedenen Richtungen eine Anzahl von Fäden, die wir als sporogene bezeichnen — Schmitz nannte sie Gonimoblasten — und an den letzteren entstehen dann direkt oder indirekt die Karposporen. Von den Einzelheiten reden wir später, hier konstatieren wir zunächst, daß abweichend von Fucaceen, Siphoneen usw. ein Pflänzchen entsteht, das der Mutterpflanze vollkommen unähnlich ist; da dasselbe außerdem dauernd mit der letzteren in Verbindung bleibt, ja sich nicht selten auf Kosten derselben ernährt, tritt die Ähnlichkeit mit den Moosen so deutlich hervor, daß man unwillkürlich dazu gedrängt wird, die bei Archegoniaten vorhandene Terminologie auch hier anzuwenden, und so habe ich im Anschluß an Bower, der diese Ausdrücke wohl zuerst gebrauchte, schon oben (S. 239) von dem Gametophyten und dem Sporophyten geredet, von letzterem als dem Produkt der Zygote, als dem Träger und Produzenten der Karposporen.

Mag die hier gewählte Bezeichnung eine andere sein, so muß doch gesagt werden, daß sie in der Sache auch auf Schmitz zurückgeht.

Nachdem die Kernfragen vor allem durch Yamanouchi, dann durch Svedelius, Kylin u. a. in erfreulicher Weise geklärt waren, ist unsere

Auffassung vielfach und recht lebhaft bestritten worden. Ich finde aber keinen Grund von dem wesentlich abzuweichen, was ich von jeher verteidigt habe. Auf Einzelheiten gehen wir später ein.

III. Sporophyt und Karposporen.

Die Ausgestaltung des Sporophyten ist, wie wir schon oben andeuteten, eine ungemein mannigfaltige; wenn ich jetzt dazu übergehe, dieses wechselvolle Verhalten zu schildern, so finde ich keinen Grund, die Umgrenzung irgendwie nennenswert zu ändern, welche SCHMITZ den einzelnen Florideenfamilien eben wegen der Beschaffenheit des Sporophyten gab. Eine etwas andere Reihenfolge aber zu wählen, als SCHMITZ es z. B. in ENGLER-PRANTL tat, schien mir im Interesse einer konsequenten Darstellung zweckmäßig. Die von mir gewählte Gruppierung soll aber nicht unbedingt eine Verwandtschaft der großen Gruppen zum Ausdruck bringen.

Nach dem Verhalten der sporogenen Fäden unterscheiden wir in engem Anschluß an SCHMITZ

1. **Nemalionales.** Sporogene Fäden bald kurz, bald lang; sie gehen mit dem Gametophyten nur im Karpogonium oder in dessen unmittelbarer Nachbarschaft Verbindungen ein.

2. **Cryptonemiales.** Sporogene Fäden, meist stark entwickelt, erfahren in der Regel vielfache Verschmelzungen mit bestimmten Nährzellen, den Auxiliarzellen. Letztere im Thallus zerstreut und fast immer ohne direkte Beziehungen zu den Karpogonästen.

3. **Ceramiales.** Karpogonäste und Auxiliarzellen stehen paarweise beisammen, zu einem Prokarpium von bestimmter Form vereinigt. Die sporogenen Fäden sind ganz kurz oder der Sporophyt ist überhaupt auf eine einzige Zelle reduziert. Diese tritt in die Auxiliarzelle über und entwickelt sich in ihr weiter. Meist typische Cystokarpien.

Diese drei Gruppen möchte ich als die Hauptreihe der Florideen auffassen; einer Nebenreihe gehören, soweit unsere in dieser Beziehung unvollkommenen Kenntnisse reichen, an die

4. **Gigartinales.** Sie besitzen ein Prokarpium, das in mancher Beziehung an das der Ceramiales erinnert. Von der Auxiliarzelle gehen nach Aufnahme der sporogenen Zellen mehr oder weniger lange, sporogene Fäden aus, welche zwischen dem Fadengeflecht des Sporophyten Haufen von Karposporen bilden.

5. **Rhodymeniales.** Karpogone und Auxiliarzellen nahe beisammen, aber nicht immer zu typischen Prokarpien vereinigt. Auxiliarzelle wird erst nach der Befruchtung des Karpogons gebildet. Der Sporophyt entwickelt in einem derbwandigen Cystokarp einen eigenartigen Fruchtkern, welcher dem Grunde der Höhlung angeheftet ist.

1. Nemalionales.

Batrachospermum und seine Verwandten bieten in der Entwicklung des Sporophyten relativ einfache Verhältnisse. Das Wichtigste ist von BORNET-THURET, GRAF SOLMS, SIRODOT, SCHMITZ u. a. richtig erkannt worden, immerhin haben erst neuerdings SVEDELIUS, KYLIN und andere die Kernfrage richtig gelöst. Die Zygote von Batrachospermum zeigt nach der Verschmelzung von Sperma und Ei einen ruhenden Kern, sehr bald

aber geht dieser in Teilung über und es ist kaum noch ein Zweifel, daß es sich hier um eine Reduktionsteilung handle (Kylin). Der Zygotenkern hat 20, sein erstes Teilungsprodukt dagegen nur 10 Chromosomen, genau so viel wie vorher Spermatium und Eizelle.

Bald nach vollendeter Reduktionsteilung bildet die Zygote bzw. der Bauch des Carpogoniums eine seitliche Ausstülpung (Fig. 574, *1*), in diese tritt einer der Teilungskerne ein und dann gliedert eine Längswand den Fortsatz ab (Fig. 574, *2*, *sf*). In der Restzelle spielt sich eine weitere Kern-

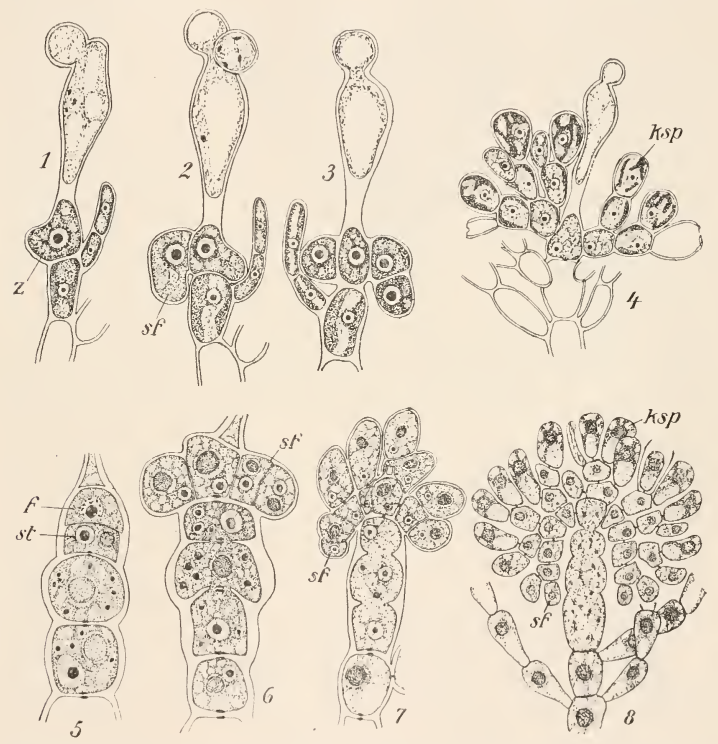


Fig. 574. *1—4 Batrachospermum* n. Kylin. *5—8 Nemalion* n. Kylin. Entwicklung der sporogenen Fäden und Karposporen. *z* Zygote, *sf* sporogene Fäden, *ksp* Karpospore, *fe* fertile, *st* sterile Zelle.

teilung ab, und wiederum wird ein Fortsatz durch Längswand abgegliedert. Bei Sacheria (Kylin), einer mit Batrachospermum äußerst nahe verwandten Gattung, wachsen die genannten Fortsätze zu ziemlich langen Fäden aus die sich reich verzweigen. Bei Batrachospermum ist die Sache durchaus ähnlich, nur sind die Verzweigungen kürzer, sagen wir gestaucht. Grundsätzlich verschieden ist das nicht, denn in beiden Fällen häufen die Endzellen unter starker Aufschwellung Plasma und Reservestoffe. Sind sie vollends ausgewachsen, so reißen sie am Scheitel auf und entlassen große,

nackte Zellen, welche sich alsbald mit Haut umgeben und keimen. Wir nennen sie Karposporen (*ksp*), und die Zweiglein, welche sie erzeugen, sporogene Fäden. Beide zusammen stellen den Sporophyten dar, wie schon auf S. 239 klargelegt.

Ein wenig anders ist Helminthocladia insofern, als die erste Wand in der Zygote schräg gestellt ist. Von der Restzelle wird durch weitere Schrägwände eine größere Zahl von Fortsätzen abgegliedert, es verbleibt aber in der Mitte des Ganzen eine größere zentrale Zelle, von welcher später die sporogenen Fäden ausstrahlen, wenn die Fortsätze zu solchen ausgewachsen sind.

Chantransia, Nemalion, Helminthora u. a. zerlegen nach Murray, Lehmann, Wille, Wolfe, Butters und Cleland ihre Zygote durch eine Querwand. Die voraufgehende Kernteilung ist nach Kylin bei Nemalion eine Reduktionsteilung, jeder Kern der beiden übereinander gelagerten Zellen erhält statt der üblichen 20 nur 10 Chromosomen. Cleland gibt deren 8 an. Bei Chantransia entstehen aus den beiden fraglichen Zellen sporogene Fäden mit Karposporen, die natürlich ebenfalls haploid sind. Bei den anderen Gattungen ist nur die obere Zelle fertil, die untere funktioniert als Stielzelle. Sie vergrößert zunächst ihren Kern etwas, dasselbe tun auch die wenigen darunter gelegenen Gliederzellen, dann werden die Tüpfelkanäle an den trennenden Wänden erweitert, breite Plasmabänder ziehen von einer Zelle zur anderen, schließlich fallen die Querwände ganz weg und die dem Gametophyten angehörenden Kerne gehen zugrunde (Fig. 574, *6*, *7*). Es handelt sich offenbar um Nährzellen für die sporogenen Fäden, wohl auch um Vorläufer für spezifische Auxiliarzellen. Von der fertilen Zelle strahlen die sporogenen Fäden nach allen Richtungen aus, biegen sich meist abwärts (Fig. 574, *8*) und erzeugen auf ihrer Rückenseite sukzessive Zweiglein, die nun ihrerseits in den Endzellen die Karposporen liefern.

Die Karposporen-Haufen sind bei Nemalion, Chantransia und wohl auch bei manchen anderen Gattungen völlig nackt (Fig. 574, *8* u. 575, *3*), d. h. irgend welche hüllenden Fäden sind nicht vorhanden. Das ist jedoch nicht überall so.

Oft schon vor, meistens aber nach der Befruchtung treiben die Zellen des Karpogonastes, speziell die eigentliche Trägerin des Sexualorgans (die hypogyne Zelle) mehr oder weniger zahlreiche seitliche Vorstülpungen (Fig. 575, *1*), welche zu mehr oder weniger dichten Hüllen um die Masse der Sporen und der sporogenen Fäden werden. Diese Hüllfäden (*hf* Fig. 575, *1*, *2*) sind in der bislang behandelten Gruppe aber niemals fest vereinigt. Sie treten bei Liagora, Helminthora (Fig. 575, *1*) u. a. sehr deutlich hervor, sind dagegen bei Batrachospermum weniger entwickelt; hier wachsen sie oft zwischen die sporogenen hinein (Fig. 575, *2*).

Dort, wo sie existieren, kann man nach der üblichen Definition wohl von Zystokarpien, d. h. umhüllten Sporophyten reden. Ob diese Hüllen, welche den Austritt der Karposporen ins Wasser nicht hemmen, einen realen Schutz bedeuten, mag dahingestellt sein.

Ein solcher wird dagegen wohl den Karposporen der Lemanea zuteil. Der Bauch des Karpogons befindet sich hier innerhalb der Rinde (Fig. 576, *1*), (s. a. Kylin), und nach der Befruchtung wachsen die kurzen sporogenen Fäden einwärts gegen den Hohlraum der Borstensprosse, um hier kettenförmig Karposporen zu bilden (Fig. 576, *2*). Diese werden erst durch Zerbrechen der Muttersprosse oder auch durch Öffnungen in deren Internodien frei und können sogar in den „Borsten", wie Brand zeigte, eine Zeitlang konserviert werden. Wenn nämlich in wasserarmen Perioden die

Bäche versiegen, welche die Lemanea beherbergen, bleibt in den trocken gelegten Borsten, wohl vermöge des Schleimgehaltes, so viel Feuchtigkeit zurück, daß die Karposporen nicht zugrunde gehen. Bei erneuter Überflutung zerfallen die Muttersprosse und die Karposporen werden frei.

Als Schutzsuchender gibt sich auch der Sporophyt von Dermonema zu erkennen (Fig. 577). Derselbe ist hier weit stattlicher entwickelt als bei irgend einer der Formen, die wir bislang behandelt haben. Von der Zygote (Fig. 577) natürlich ausgehend kriechen lange sporogene Fäden parallel zur Oberfläche durch die Innenrinde. Sie entsenden nach auswärts zahlreiche Zweigbüschel und diese liefern an den Astspitzen die Karposporen (*csp*).

Fig. 575. *1 Helminthora divaricata*; junge Karposporenhaufen von Hüllfäden *(hf)* umgeben n. THURET. *2 Batrachospermum* n. SCHMITZ; Sporenhaufen. *3 Nemalion* n. THURET. *csp* Karposporen, *hf* Hüllfäden.

Dermonema liefert den Übergang zu den hübschen Fruchthöhlungen der Chaetangiaceen.

Der Karpogonast liegt wie üblich in der Innenrinde (Fig. 578).

Schon vor der Befruchtung treten an den Tragzellen des Karpogoniums kurze, teils dünne, teils derbere Zweige (*h* Fig. 578, *2*) auf; nach Vollendung des Sexualaktes wachsen diese zu reich verzweigten, meist dünnen Fäden aus, welche sich fast pseudoparenchymatisch zu einem Gehäuse vereinigen, das krugartig (Fig. 578, *3*) den inzwischen entstandenen Sporophyten (*sp*) umschließt (Fig. 578, *1*). Etwa an der Stelle, wo die Trichogyne die äußersten Rindenschichten passierte, weichen diese ein wenig auseinander. Damit entsteht ein Porus zum Austritt der Sporen und das Ganze gewinnt das Aussehen eines eingesenkten Peritheciums. Die sporogenen Fäden von Scinaia sitzen

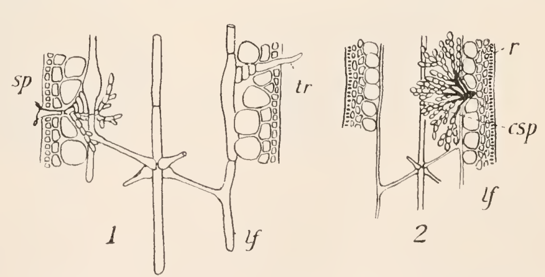


Fig. 576. *Lemanea torulosa* n. SCHMITZ. *1, 2* Längsschnitte durch einen fertilen Sproß. *tr* Trichogyne. *sp* Spermatien. *csp* Karposporen. *r* Rinde. *lf* Längsfäden.

oft am Grunde des Gehäuses, sie weichen nicht wesentlich von denjenigen des Batrachospermum usw. ab. Bei Galaxaura adriatica Zan. aber ist der Sporophyt erheblich größer (Fig. 578, *3*), hier bildet er reich verzweigte Büschel, welche fast den ganzen Hohlraum des Gehäuses ausfüllen; Galaxaura fragilis u. a. endlich imitieren die Perithecien aufs vollkommenste (Fig. 578, *1*). Die Zweige des Sporophyten kriechen an der Wandung des Hohlraumes hin und entsenden zwecks Karposporenbildung zahlreiche Seitenzweige in denselben hinein, ja es dringen sogar von den Hüllfäden der

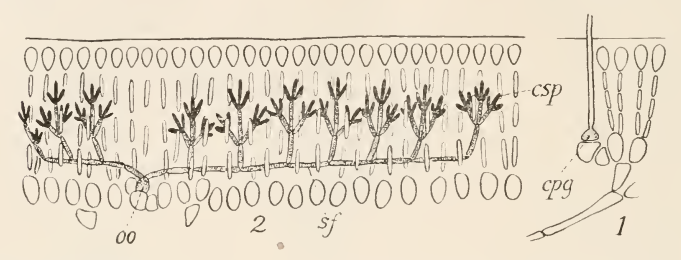


Fig. 577. *Dermonema* n. SCHMITZ. *1* unbefruchtetes Karpogon *(cpg)* in der Innenrinde. *2* Sporophyt, welcher von der Oospore (*oo*) aus sporogene Fäden (*sf*) entsendet. *csp* Karposporen.

Wandung Zweiglein zwischen die sporogenen Fäden mit den Karposporen hinein, ganz wie die Paraphysen bei den Pilzen.

Wir müssen aber von Scinaia noch etwas mehr berichten. SVEDELIUS hat sie mit modernen Methoden untersucht und hübsche Resultate erhalten. Der Karpogonast trägt an seiner Spitze natürlich das Karpogon, die unter ihm liegende hypogyne Zelle treibt nach vier Richtungen vier große stark mit Inhalt gefüllte Zellen (*az* Fig. 579, *1*), das sind die Auxiliarzellen und unter diesen wieder treten aus der das Karpogon tragenden

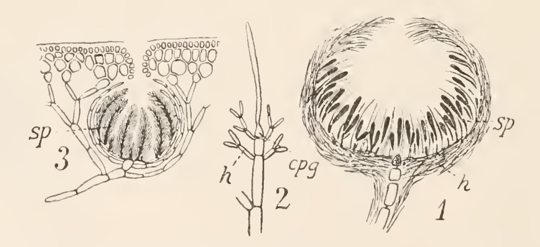


Fig. 578. Karpogone und Cystokarpien n. SCHMITZ. *1 Galaxaura fragilis*. *2*, *3 Galaxaura adriatica*. *cpg* Karpogon, *h* Hüllfäden, *sp* Sporophyt.

Zellreihe etwas inhaltsärmere Zellen hervor, das sind die zukünftigen Hüllzellen (*h*). Die Zygote sendet sehr bald nach vollzogener Befruchtung schräg abwärts einen Fortsatz gegen eine der hypogynen Zellen hin, die trennenden Wände werden aufgelöst und der Zygotenkern wandert in die große Zelle hinein (Fig. 579, *2*). In dieser liegt nun der sporogene Kern (*sk*) und der ursprüngliche Kern der Auxiliarzelle (*ak*). Letzterer spielt

sehr bald keine Rolle mehr. Der sporogene Kern nimmt in einer Weise, die später noch eingehender an anderen Formen besprochen werden soll, die Mitte der Zelle ein und beginnt sich zu teilen (Fig. 579, *3*), nachdem er erheblich angeschwollen ist. Durch zwei rasch aufeinander folgende Teilungsschritte entstehen vier Kerne (Fig. 579, *4*, *5*) und SVEDELIUS zeigt nun mit Sicherheit, daß beim ersten Schritt eine heterotypische Teilung erfolgt, welche dann dafür sorgt, daß statt der 20 Chromosomen der Zygote

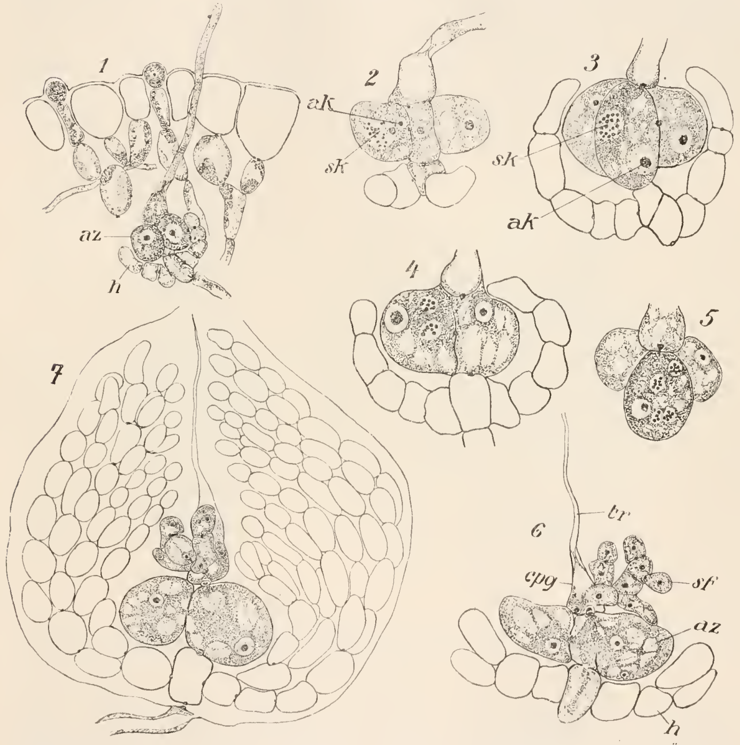


Fig 579. *Scinaia furcellata* n. SVEDELIUS. *1* Unbefruchtetes Karpogon. *2—5* Übertritt des sporogenen Kerns und Teilungen desselben in der Auxiliarzelle. *6* Auswachsen des sporogenen Fadens. *7* Halbreifes Zystokarp. *tr* Trichogyne, *cpg* Karpogon, *sf* sporogene Fäden, *az* Auxiliarzelle, *ak* Auxiliarkern, *sk* sporogener Kern. *h* Hülle.

in den Kernen der Tetrade nur noch 10 Chromosomen vorhanden sind. Nachdem das geschehen, bildet die Auxiliarzelle einen Fortsatz in die Bauchzelle des Karpogoniums, das natürlich durch den Verlust eines Kernes recht inhaltsarm geworden war (Fig. 579, *6*) und schickt diesen durch die Karpogonwand quer hindurch ins Freie. In den Fortsatz ist einer der Tetradenkerne — also ein sporogener — eingewandert und durch mehrfache Teilungen entsteht nun ein sporogener Faden (*sf* Fig. 579, *6*), der schließlich unter vielfacher Verzweigung die Karposporen liefert. Die vier ursprünglich

isolierten hypogynen Zellen verschmelzen schon zeitig miteinander (Fig. 579 u. folg.); sie liefern offenbar das Nährmaterial für den Sporophyten. Die an der dritten Zelle jedes Karpogonastes (Fig. 579, *4*) sitzenden Seitenzweige verlängern sich nach der Befruchtung des Karpogons erheblich und schließen dann zu einer dichten mehrschichtigen Hülle zusammen, die auf ihrer Innenseite ähnliche Paraphysen bildet wie Galaxaura (Fig. 579, *7*).

Wirklich durchuntersucht sind in unserer Gruppe nur Batrachospermum, Nemalion und Scinaia. Bei ihnen kennt man jetzt die ganzen Kernverhältnisse und wir wissen, daß nicht bloß die Gametophyten haploid sind, sondern auch der Sporophyt. Zwischen beide ist eine diploide Phase für ganz kurze Dauer eingeschaltet. Diploid ist nur die Zygote. Man kann schon annehmen, daß alle Glieder der Familie sich gleich verhalten werden, aber das müßte doch wohl noch an Stichproben weiter studiert werden. Neue Untersuchungen müssen auch zeigen, wie es sich mit den Nährzellen des

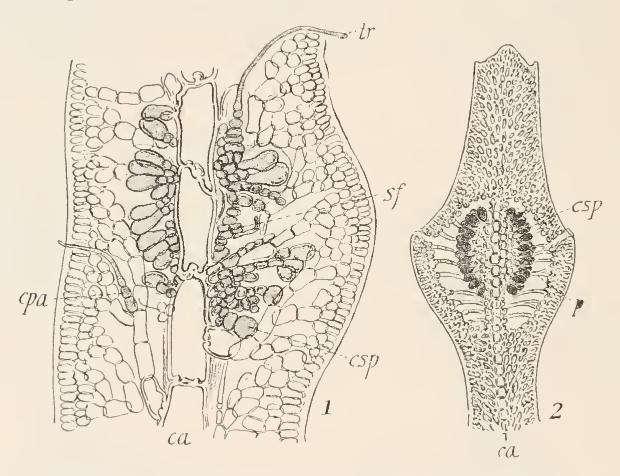


Fig. 580 n. BORNET. Längsschnitte durch fertile Sprosse von *1. Caulacanthus ustulatus*, *2. Gelidium latifolium*. *ca* zentrale Achse, *tr* Trichogyne, *cpa* Karpogonast, *sf* sporogener Faden, *csp* Karpospore, *p* Verbindungsfäden zwischen Rinde und Achse.

Sporophyten verhält. Man war geneigt zu glauben, daß solche bei den Nemalionales noch keine Rolle spielen, aber die Befunde an Scinaia weisen doch vielleicht andere Wege. Erst wenn in dieser Richtung mehr bekannt ist, kommen wir wohl zu einer begründeten Gruppierung. Kaum zweifelhaft scheint mir allerdings schon jetzt zu sein, daß Scinaia, Galaxaura u. a. das Endglied einer Reihe darstellen. Das zeigt die Konzeptakelbildung und vielleicht weist darauf auch die Entwicklung der Auxiliarzellen von Scinaia hin.

An dieser Stelle können wohl die Gelidiaceen und vielleicht die Wrangeliaceen eingefügt werden, zwei Familien, welche SCHMITZ vereinigt, während ich glaube, sie seien besser zu trennen. Daß beide verwandt sind, bezweifle auch ich nicht. Wir behandeln hier nur die erstgenannte Familie. (Wrangelia s. S. 419.)

Bei Caulacanthus und Gelidium entwickeln sich die Zystokarpien in den Spitzen kurzer Sprosse letzter Ordnung, bei den Formen mit flachen Vegetations-

organen, wie Acanthopeltis usw., bilden sich am Rande der Flachsprosse kurze, warzen- bis zitzenartige Auswüchse, die übrigens wohl Seitentrieben gleichwertig sind.

Die Karpogonäste stehen wie gewöhnlich (Fig. 580, *1*) an der inneren Grenze der Rinde. Nach der Befruchtung bildet sich bei Caulacanthus direkt aus der befruchteten Eizelle ein reichverzweigtes System sporogener Fäden, welches nach Bornet und Schmitz die Achsenfäden rings umwächst und außerdem (Fig. 580, *1*) Fortsätze zwischen die rindenbildenden Büscheläste treibt. An der betreffenden Stelle erweitern sich die Zellen der Zentralachse erheblich, die Büscheläste verlängern sich bedeutend und so entsteht eine Anschwellung, in welcher späterhin auch die Karposporen als Endzellen der sporogenen Fäden abgegliedert werden. Die Sporen werden frei durch eine seitliche Öffnung, welche bereits auf recht jungen Stufen angedeutet ist.

Die Gelidieen verhalten sich nicht wesentlich anders, nur machen sich beiderseits an den etwas abgeflachten Fruchtästen Öffnungen (Fig. 580, *2*) bemerkbar. Das Zystokarp weist eine relativ große Höhlung auf. Diese entsteht aber nicht durch Überwallung des Sporophyten von den Seiten her, sondern die Rinde hebt resp. spaltet sich infolge erheblichen Wachstums von den zentralen Teilen ab; sie bleibt aber mit ihnen durch helle und meist schmale Fäden verbunden (*p* Fig. 580, *2*).

2. Cryptonemiales.

Die Gruppe der Cryptonemiales ist, wie manche Vetreter der voraufgehenden Familien, ausgezeichnet durch ungemein lange sporogene Fäden; hier aber erscheint zum ersten Mal ein System von Nährzellen, welche in charakteristischer Weise für die Verbindung von Sporophyt und Gametophyt sorgen. Schmitz nannte jene Zellen zuerst Auxiliarzellen.

Das Paradigma, an welchem nacheinander Bornet, Thuret, Schmitz und Oltmanns die Auxiliarzellen und deren Verhalten studierten, ist die auf diesem Wege berühmt gewordene Dudresnaya, und tatsächlich zeigt kaum eine andere Cryptnonemiacee die Vorgänge mit der Deutlichkeit wie diese Gattung, mögen auch die von Berthold geschilderten Genera Nemastoma, Grateloupia,

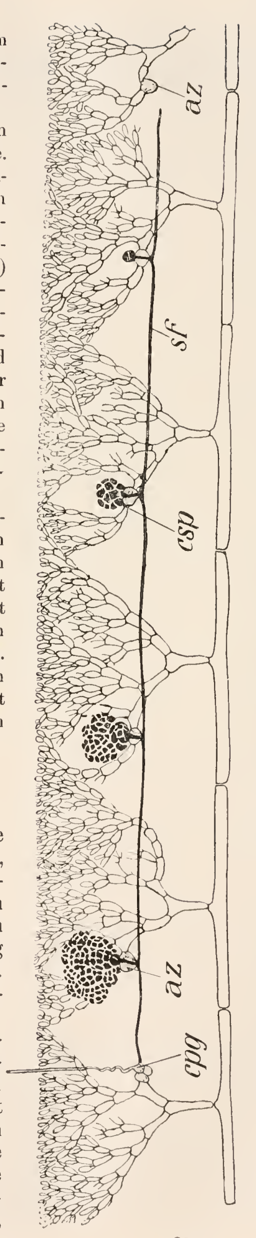


Fig. 581. *Platoma Bairdii* n. Kuckuck. Wachstum des sporogenen Fadens und Verteilung der Sporenhaufen in der Rinde. *cpg* Karpogon, *az* Auxiliarzelle, *csp* Karposporen, *sf* sporogene Fäden.

Calosiphonia, Gymnophloea und vor allem KUCKUCKS Platoma manches Beachtenswerte bieten. Ein Schema dieser letzteren (Fig. 581) mag uns zunächst zeigen, wie die sporogenen Fäden von dem Karpogonium ausgehen, sich in der Innenrinde ausbreiten und mit den Auxiliarzellen in Berührung kommen, um hier die Karposporen zu erzeugen. Nun die Einzelheiten.

Die Karpogonäste der Dudresnaya purpurifera haben die übliche, auf S. 374 geschilderte Stellung als Seitenzweiglein der Wirteläste. Sie bestehen aus einer ziemlich vielzelligen Hauptachse, welche in gleichmäßig fiederiger Anordnung kurze Seitenästchen trägt (*cpa* Fig. 582). Die Befruchtung vollzieht sich wohl in der üblichen Weise, doch ist sie im einzelnen nicht untersucht, auch weiß man nichts über die Teilung des Kernes in der Zygote. Aus ihr werden meist drei sporogene Fäden entsandt, diese wachsen nicht einfach wie bei Dermonema usw. durch die Astmassen hindurch, sondern sie kriechen über die Fiedern des Karpogonastes hin und alsbald vereinigen sie sich mit einzelnen Zellen des letzteren (*bz*). Die zur Verschmelzung bestimmten Zellen, die Auxiliarzellen, unterscheiden sich hier kaum durch Inhalt und Größe von den übrigen vegetativen Elementen; und wenn auch die Endzellen der Fiederchen mit Vorliebe von den sporogenen Fäden aufgesucht werden, so kann doch auch die Vereinigung mit jeder beliebigen anderen Zelle des Karpogonastes Platz greifen (Schema 582, *1 fz*).

Die Verschmelzung vollzieht sich durch Auflösung der Zellwände an der Berührungsstelle, und aus Schema 582, *1* (links) ergibt sich, daß auch mehrere benachbarte Karpogonastzellen sich mit einem sporogenen Faden resp. einer sporogenen Zelle vereinigen können. Das erinnert an Scinaia.

Außer der Zerstörung trennender Membranen weist das Mikroskop keine nennenswerten Veränderungen an den Auxiliarzellen auf. Mag auch das Plasma der ungleichnamigen Zellen sich vereinigen, die Kerne der Auxiliarzellen bleiben ruhig am Platze (Fig. 583, *1*) und der Kern der sporogenen Zelle hält sich von ihnen völlig fern.

Die auf dem geschilderten Wege aus zwei oder mehr Komponenten entstandenen Fusionszellen (*fz*) entsenden nun Fortsätze, und zwar entspringen dieselben immer dort, wo der sporogene Kern lag, und aus dem Anteil, welcher der Wandung des sporogenen Fadens entsprach, wie das aus Fig. 582 an der Färbung leicht erkannt wird. Die Fortsätze werden zu langen Fäden (rot in Fig. 582, *1*), die wir auch als sporogene bezeichnen dürfen.

Aus jeder Fusionszelle pflegt nur ein sporogener Faden hervorzugehen; da indes mehrere der ersteren entstanden sind, wird der Karpogonast zu einem Zentrum, von welchem mindestens drei Fäden ausstrahlen, die sich übrigens schon zeitig verzweigen können (Fig. 583, *1*). Die sporogenen Fäden wachsen in erheblicher Länge zwischen den Wirtelästen usw. hindurch und gelangen mit ihrer Spitze sehr bald an Auxiliarzellen (*az* Fig. 582 u. 583), welche als solche sogleich kenntlich sind. Im Gegensatz zu den Auxiliarzellen der Karpogonäste haben sie nämlich einen dicht körnigen, reich plasmatischen Inhalt, in welchem die Chromatophoren zurücktreten (Fig. 583, *1*, rechts). Sie sitzen in unserem Fall am Ende kurzer Seitensprosse der Wirteläste und die Stellung jener entspricht annähernd der der Karpogonäste (Schema 582).

Die sporogenen Fäden wachsen häufig so direkt auf die Auxiliarzellen zu, daß man mit BERTHOLD auch hier wohl wie bei den Pollenschläuchen, Pilzhyphen usw. an chemotropische oder ähnliche Prozesse denken darf. Mag dem sein wie ihm wolle, jedenfalls legt sich ein solcher Faden auf

den Scheitel der Auxiliarzelle auf, sistiert aber damit nicht sein Wachstum, sondern schiebt seine Spitze über dieselbe vor und ermöglicht es auf diese Weise eine ganze Anzahl von Auxiliarzellen zu berühren (Fig. 583, *1*); wie viele das sind, läßt sich bei dem Wirrwar von Fäden, der schließlich zustande kommt, kaum sagen.

Der von Auxiliarzelle zu Auxiliarzelle fortwachsende Faden bildet vor und nach der Berührung mit einer von jenen in der Weise Querwände

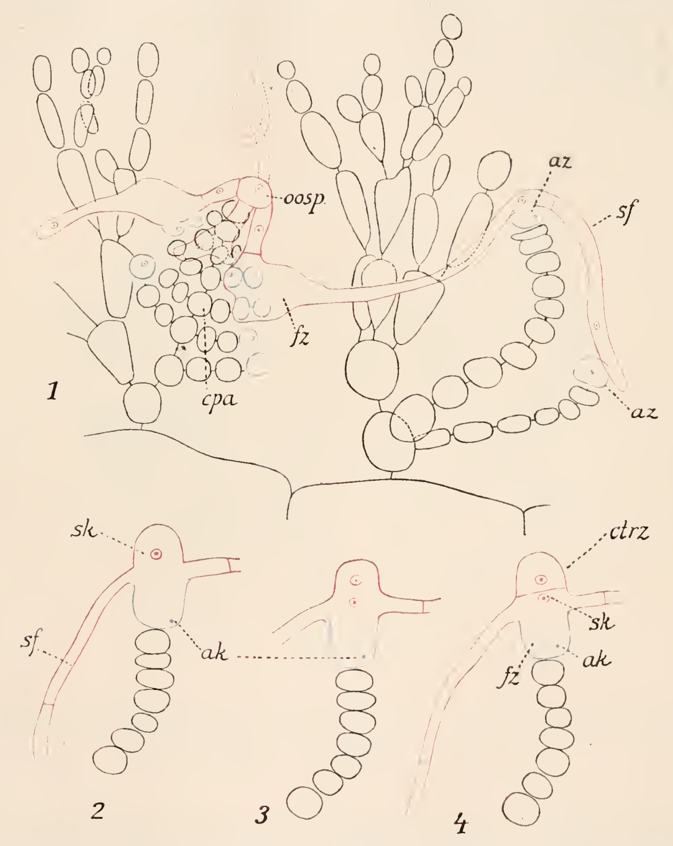


Fig. 582. *Dudresnaya purpurifera* n. Oltmanns. Schemata für die Fusionierung der sporogenen Fäden (Zellen) mit den Auxiliarzellen. *cpa* Karpogonast, *oosp* Oospore, *fz* Fusionszelle, *sf* sporogener Faden, *az* Auxiliarzelle, *ctrz* Zentralzelle, *sk* Auxiliarkern, *sk* sporogener Kern.

(Fig. 583), daß ein einkerniger Fadenabschnitt entsteht. Der Kern desselben, den wir in Übereinstimmung mit den anderen von uns gewählten Benennungen als sporogenen bezeichnen, liegt fast immer in der Nähe der Auxiliarzelle (Fig. 583, *2*, 582, *1*).

Soweit als dann die Wände der letzteren und der sporogenen Zelle sich berühren, werden sie aufgelöst; die übrig bleibenden Teile beider treten an ihren Rändern in Verbindung und es scheint, daß die Verkettung fest genug ist, um ein gemeinsames Membranwachstum zu ermöglichen. Auch zwischen den beiderseitigen Protoplasten dürfte eine Vereinigung herbeigeführt werden, nicht aber zwischen den Kernen. Diese halten sich mit großer Hartnäckigkeit in denjenigen Abschnitten der Fusionszelle, welchen sie ursprünglich angehörten, ja, der Auxiliarkern, wie er kurz genannt sein möge, rückt tunlichst weit von der Verschmelzungsstelle fort (Fig. 583, *2*, *3*).

Dort, wo der sporogene Kern liegt, sammelt sich immer mehr Plasma, und gleichzeitig erhebt sich an dieser Stelle der aus dem sporogenen Faden stammende Membranteil der Fusionszelle buckelartig (Fig. 583, *3*, vgl. auch für das Folgende Schema 582). Der sporogene Kern tritt unter

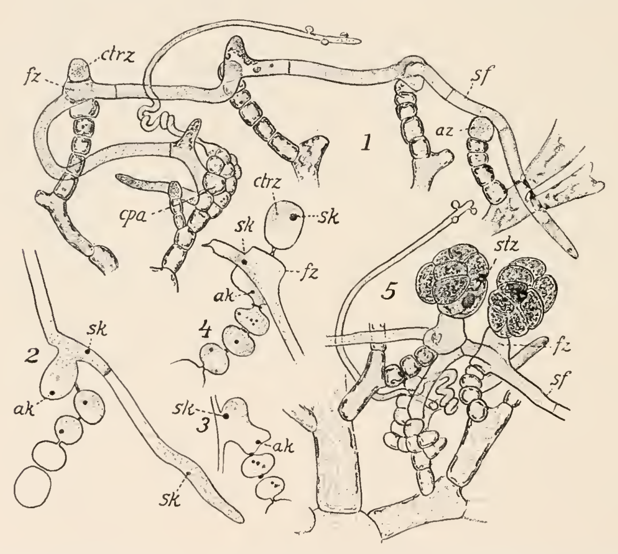


Fig. 583. *Dudresnaya purpurifera* n. BORNET u. OLTMANNS. Entwicklung der sporogenen Fäden und der Karposporen; *1* u. *5* n. dem Leben, *2—4* n. gefärbten Präparaten. *cpa* Karpogonast, *sf* sporogene Fäden, *az* Auxiliarzelle, *fz* Fusions-(Fuß-)zelle, *ctrz* Zentralzelle, *stz* sterile Zelle, *ak* Auxiliarkern, *sk* sporogener Kern.

ständiger Vermehrung des umgebenden Plasmas in die Erhebung ein und teilt sich alsdann in zwei. Zwischen diesen beiden sporogenen Schwesterkernen entsteht eine Zellwand, welche die Fusionszelle ungleich teilt (Fig. 583, *1*, *4*); wir nennen die untere die Fußzelle, die obere die Zentralzelle. Leicht ersichtlich ist, daß die letztere nur sporogene Elemente, wenn ich so sagen darf, enthält; Kern und Wandung leiten sich aus dem sporogenen Faden (dem Sporophyten) her, die Fußzelle aber enthält Wandungsteile, welche ungleichartigen Zellen entstammen und ebenfalls zwei ungleichartige Kerne, einen sporogenen (*sk*) und einen Auxiliarkern (*ak* Fig. 583, *4*).

Der Fußzelle kommt, vielleicht von der Ernährung abgesehen, eine weitere Funktion nicht zu, die Zentralzelle dagegen gibt den Karposporen den Ursprung, indem sie sich wiederholt teilt. Dabei bleibt hier wie in vielen anderen Fällen, an der Basis des entstehenden Sporenhaufens eine Zelle als Rest der zentralen steril zurück (*stz* Fig. 583, *5*).

Die hier geschilderten Prozesse hatte SCHMITZ als eine Befruchtung der Auxiliarzellen aufgefaßt, ich vermochte indes, wie beschrieben, zu zeigen, daß davon nicht die Rede sein kann.

Dudresnaya coccinea hat einen einfacher gebauten Karpogonast als die Schwesterspezies, doch fusionieren auch hier die sporogenen Fäden mit

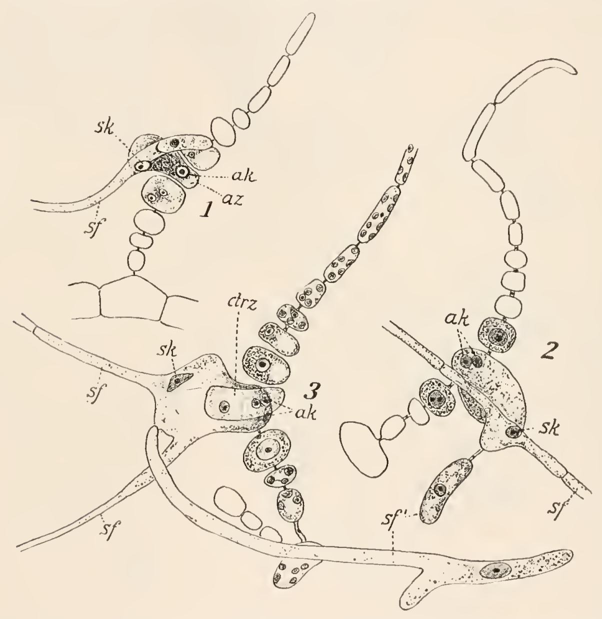


Fig. 584. *Dudresnaya coccinea* n. OLTMANNS. *1* Beginnende Vereinigung des sporogenen Fadens *(sf)* mit der Auxiliarzelle (*az*). *2* Bildung eines sekundärsn sporogenen Fadens *(sf')*. *3* Bildung der sporenbildenden Zentralzelle (*ctrz*). *ak* Kerne der Auxiliarzelle, *sk* „sporogener Kern", *az* Auxiliarzelle.

Zellen des letzteren, wie das BORNET und THURET so vortrefflich abgebildet haben. Die mit dem üblichen reichen Inhalt gefüllten Auxiliarzellen nehmen nicht das Ende, sondern die Mitte kurzer vom Karpogonast weit entfernter Zweige ein (Fig. 584); die Vorgänge an und in ihnen sind etwas komplizierter. Aus der zunächst normal entstandenen Fusionszelle (Fig. 584, *1*) wird an der Stelle, wo wir die Abgliederung der Zentralzelle erwarten würden, nicht eine solche, sondern ein sekundärer sporogener Faden entwickelt (Fig. 584, *2*, *sf'*). Auch hierbei bleibt ein sporogener Kern (*sk*) in der Fusionszelle zurück; er teilt sich zweimal nacheinander. Nach resp. in Verbindung mit der ersten Teilung tritt auf der einen Seite resp. Flanke der Fusionszelle (bei *ctrz*, Fig. 584, *3*) eine Zentralzelle hervor, nach der

zweiten wird eine solche auf der entgegengesetzten Seite angelegt. Es verbleibt, wie ersichtlich, dabei immer ein sporogener Kern (*sk* Fig. 584, *3*) in der Fusionszelle, und die Möglichkeit weiterer Entstehung von Zentralzellen ist nicht ausgeschlossen. Der Auxiliarkern teilt sich einmal, die beiden Tochterkerne bleiben nahe beisammen an dem ihnen gehörigen Ende der Fusionszelle liegen (*ak* Fig. 584, *3*). Über Dudresnaya crassa berichtet Howe, sie weicht von den beiden vorigen nicht grundsätzlich ab.

Sind schon zwischen den Arten einer Gattung mancherlei Differenzen bezüglich der Gestalt der Karpogonäste, der Lage der Auxiliarzellen usw.

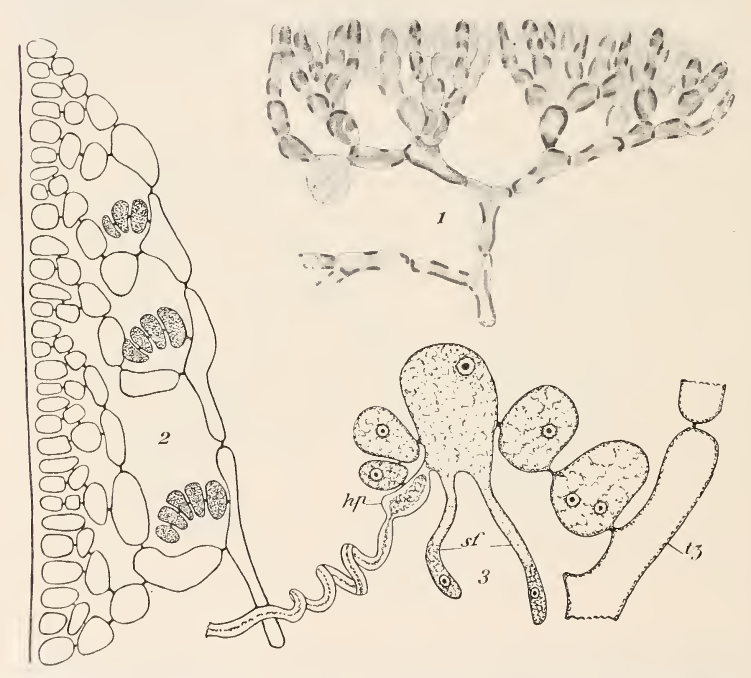


Fig. 585. *1 Platoma Bairdii* n. Kuckuck. Rindenbildendes Zweigbündel mit interkalarer Auxiliarzelle. *2 Dumontia.* Rindenfäden mit Anlagen der Karpogonäste bzw. der Auxiliarzellen. *3* Dies. Karpogonast nach der Fusionierung. *tz* Tragzelle. *kp* bzw. *hp* Karpogon, *sf* sporogener Faden.

gegeben, so kann es nicht wundernehmen, wenn auch unter den verschiedenen Gattungen vielfache kleinere Abweichungen vorkommen. Diese alle zu diskutieren, halte ich weder für möglich noch für notwendig; ich verweise auf Berthold, Schmitz u. a. sowie besonders auf Kuckucks Arbeit über Platoma und auf Kylins Darlegungen und hebe nur weniges heraus.

Die Karpogonäste sind bald nur aus drei bzw. vier Zellen aufgebaut, bald sind sie vielzellig, und zwar können sich, wie Dudresnaya zeigt, Arten der gleichen Gattung verschieden verhalten.

Im Verhalten der Karpogonäste bei verschiedenen Gattungen unserer Gruppe tritt noch ein weiterer Unterschied hervor; die gleichsam blinde

erste Fusionierung der sporogenen Fäden mit Zellen des Karpogonastes (z. B. in Fig. 585, *3*) unterbleibt bei Grateloupiaceen und manchen Nemastomeen. Hier wächst (Fig. 585), der sporogene Faden direkt auf ferner liegende Auxiliarzellen hin.

Bezüglich der Auxiliarzellen lassen sich zwei Typen unterscheiden. Bei den Nemastomaceen (Calosiphonia, Platoma, Neurocaulon, Furcellaria, [Rosenvinge, Kylin] Nemastoma u. a.) sind jene Gebilde (Fig. 585, *1*) Gliederzellen der Rindenfäden, die mehr weniger angeschwollen sind. Ob man sie mit den Karpogonästen homologisieren dürfe, steht noch dahin. Immerhin mag aus Fig. 581 entnommen werden, daß die fertilen Zweiglein an derselben Stelle der Innenrinde inseriert sind wie die Auxiliaren.

Durchaus homolog aber dürften die zweierlei Organe u. a. bei den Florideen sein, welche Schmitz als Dumontiaceen zusammenfaßte. — Dudresnaya, Dumontia (s. auch Dunn), Constantinea usw. Die Dudresnayen wurden schon erwähnt, bei Dumontia findet man nach Kylin (Fig. 585, *2*) inhaltsreiche Zellreihen, welche aus den längs bzw. schräg verlaufenden Fäden der Innenrinde entspringen. Ein Teil derselben wird zu Karpogonästen, ein anderer führt die Auxiliarzellen. Ob aus ihnen das eine oder das andere entsteht, ist erst auf einer späten Stufe erkennbar.

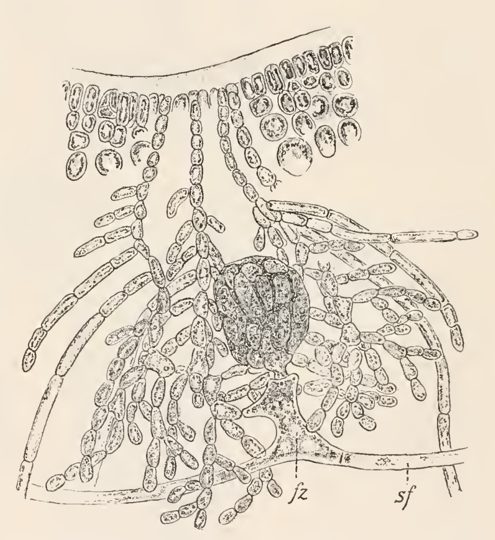


Fig. 586. *Halarachnion Consentinii* n. Berthold. Karposporenhaufen, umgeben von Hüllfäden. *sf* sporogener Faden, *fz* Fußzelle.

Kompliziert werden die Vorgänge weiter bei den Grateloupiaceen (Halymenia, Grateloupia, Halarachnion usw.). Die wiederum spezifisch entwickelten Auxiliarzelläste lassen aus gewissen Gliederzellen Seitensprosse hervortreten, welche sich zu einer Hülle vereinigen (Fig. 586) und auch späterhin die Karposporen umgeben (Berthold) — ein Seitenstück zu Helminthocladia resp. den Chaetangiaceen (vgl. Fig. 578, S. 382).

Die verschiedenartige Entstehung der Karposporen bei den Arten der Gattung Dudresnaya wiederholt sich auch in anderen Gruppen. In den drei eben genannten Familien entsteht die Zentralzelle bald aus dem der Auxiliarzelle, bald aus dem der sporogenen Zelle zugehörigen Anteil der Fusionszelle.

Die Zentralzelle wird bei Platoma nach Kuckuck restlos in die Karposporen aufgeteilt; sonst bleibt gern ein steriler Teil zurück, und aus diesem können (z. B. bei Nemastoma) nacheinander mehrere Fortsätze entwickelt werden, welche unter weiterer Teilung zur Sporenbildung schreiten. In diesem Falle wäre nach der Ausdrucksweise von Schmitz der Gonimoblast in mehrere Gonimoloben geteilt.

Nahe Beziehungen zu den obigen Familien zeigt diejenige der Rhizophyllideen, für welche Polyides als Typus gelten kann (S. 259 u. 364). Die Sexualorgane stehen in Nemathecien (Fig. 587, *1*). Das sind natürlich auch hier Polster aus dicht gedrängten, parallelen Fäden. Die Karpogonäste nehmen in ihnen das Ende von Zellreihen ein, welche aus der Rinde entspringen; die Auxiliarzellen liegen oft zu mehreren interkalar in den Fäden (Fig. 587, *2*) — wie bei Dudresnaya coccinea. Die sporogenen Fäden benehmen sich fast genau so wie bei dieser. Aus der Fusionszelle entsteht ein ziemlich langer Fortsatz, er gliedert eine entsprechende Zentralzelle ab und aus dieser entstehen zahlreiche kleinere Zellen, welche eine größere in der Mitte mantelartig umgeben. Die Zellen des Mantels

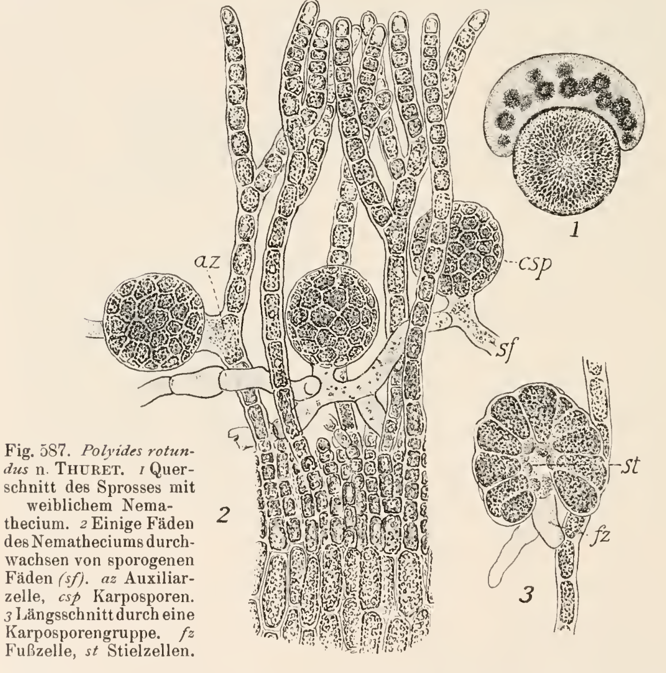


Fig. 587. *Polyides rotundus* n. THURET. *1* Querschnitt des Sprosses mit weiblichem Nemathecium. *2* Einige Fäden des Nematheciums durchwachsen von sporogenen Fäden *(sf)*. *az* Auxiliarzelle, *csp* Karposporen. *3* Längsschnitt durch eine Karposporengruppe. *fz* Fußzelle, *st* Stielzellen.

strecken sich in radialer Richtung und zerfallen in eine größere, äußere Zelle, die Spore und in deren aus mehreren Zellen gebildeten Stiel (KYLIN) (Fig. 587, *3*). Die Fäden des Nematheciums stehen anfänglich noch sehr locker nebeneinander, später schließen sie unter ständiger Vermehrung die Früchte ganz fest ein; nur durch ein schmales Loch können die Karposporen ins Freie gelangen. Andere Gattungen weichen ein wenig ab, z. B. treibt bei Rhodopeltis (SCHMITZ) die Fusionszelle gabelig verästelte Zweigbüschel mit Karposporen, welche späterhin dicht zusammenschließen.

Das leitet hinüber zu den Squamariaceen (S. 272). Leider fehlen von diesen gute Abbildungen. Bei Petrocelis und Cruoria sind die Karpogonäste den aufrechten Thallusfäden seitlich angeheftet, die Auxiliarzellen liegen interkalar in diesen. Nach der Verschmelzung der sporogenen Fäden mit jenen

entstehen aus jeder Fusionszelle kleine Büschel von Karposporen bildenden Fäden, ähnlich wie bei Rhodopeltis. Cruoriopsis ist insofern abweichend, als hier die Auxiliarzellen auf besonderen Ästchen stehen; sie gruppieren sich recht zahlreich um ein Karpogonium, und wenn die von diesem ausstrahlenden Fäden des Sporophyten normal mit ihnen fusioniert haben, entsteht aus jeder Fusionszelle nur eine unverzweigte, zwei- bis vierzellige Sporenkette. Daß eine solche einem ganzen Karposporenhaufen bei Dudresnaya u. a. entspricht, ist klar; es handelt sich offenbar um Reduktionen. Solche sind auch bei anderen Vertretern der Gruppe und bei Rhizophyllideen angedeutet. Im übrigen liegt hier ein Sporophyt vor ähnlich wie bei Dermonema (S. 381); der Unterschied ist nur, daß im letzten Falle die sporogenen Fäden in Auxiliarzellen vielfach verankert sind.

Peyssonelia u. a. nähern sich wieder mehr den Rhizophyllideen dadurch, daß ihre Fortpflanzungsorgane in Nemathecien gebildet werden, welche flachwarzig über die Laubfläche vortreten.

Die Corallinaceen haben wohl unter allen Florideen die eigenartigste Fruchtentwicklung. Graf Solms hat dieselbe eingehend geschildert und dabei ältere Angaben von Thuret u. a. im einzelnen berichtigt. Neuerdings folgten dann zahlreiche Arbeiten von Heydrich, Foslie, Yendo u. a. Sie brachten für diese Frage wenig Neues, ebenso Pilgers Arbeit, die mit völlig unzureichender Technik arbeitet. Diesen Fehler vermeidet Minder, deshalb haben seine Untersuchungen nach Solms auch die besten Resultate geliefert. Yamanouchi behandelte die Kernfragen entscheidend.

Die Karposporen der Korallinen werden in Konzeptakeln erzeugt, die den Tetrasporen-Konzeptakeln durchaus gleichen und ebenso denjenigen, in welchen Spermatien gebildet werden. Fig. 588, *7* gibt zunächst eine Vorstellung von den annähernd reifen Gebilden. Die Angaben über die Entwicklung lauten im wesentlichen gleich — es werden Oberflächenzellen durch Überwallung in die Vertiefung geschoben. Doch ist das offenbar nicht der einzige Modus. Unter den Corallineae verae bildet nach Yendo die Gattung Amphiroa die Konzeptakeln aus den Rindenschichten, andere lassen sie aus dem Mark entstehen. Nichols findet bei Lithothamnien die erste Anlage der sexuellen Konzeptakeln von mehreren Zellschichten bedeckt, die älteren Höhlungen und deren Mündungen werden durch Abwerfen der sie bedeckenden Lagen frei. Mir scheint, die Sachlage sei ganz ähnlich wie bei den Gelenken, erst glaubte man einen einheitlichen Typus in der ganzen Familie zu haben; jetzt zeigen sich Abweichungen die hier nun freilich noch genauer durchzuarbeiten sind.

Am Grunde der weiblichen Konzeptakeln stehen wie in den Tetrasporen führenden die Diskuszellen, bei Melobesia als solche allein, bei Corallina u. a. untermischt mit Paraphysen. Die Diskuszellen liefern in unserem Fall nach mehrfacher Teilung die Prokarpien, die hier recht einfach gestaltet sind (Fig. 588, *2*). Der Karpogonast krönt jeweils eine Diskuszelle, er besteht aus drei Zellen, die unterste ist die Auxiliarzelle (*az*), dann folgt die hypogyne Zelle (*hz*) und dann das Karpogon (*cpg*). Solche Gebilde finden sich naturgemäß in größerer Zahl auf dem Grunde des Konzeptakulums (Fig. 588, *1*). Die mittleren sind überall voll entwickelt, die seitlich gegen den Rand hin stehenden haben wohl in manchen Gattungen kein normales Karpogon, die Auxiliarzelle aber ist immer da. Befruchtet resp. voll weiter entwickelt wird im allgemeinen nur ein Karpogon. Die hypogyne Zelle spielt keine Rolle mehr; eine um so größere die Auxiliarzelle. Ihr oberer Fortsatz liegt ja neben dem Bauch des Karpogoniums und für die aus der Zygote herauswachsende sporogene Zelle ist nichts leichter als hier eine Verbindung herzustellen (Fig. 588, *3*). Damit begnügt sie sich aber nicht, vielmehr entsendet sie Fortsätze gegen Auxiliarzellen (z. B. az_2 in Fig. 588, *4*) die ihrem eigenen Karpogonast nicht angehören. Diese kommen ihr trotzdem durch

eine kleine Vorstülpung entgegen und die Fusionierung greift Platz. Das geht nun so weiter (Fig. 588, *5*), die sporogene Zelle entsendet lappenartige Fortsätze nach allen Seiten und es wird eine Auxiliarzelle nach der anderen in die Verbindung einbezogen. Dabei scheiden die unbefruchteten Karpogone aus, sie werden zerdrückt (Fig. 588, 4, cpg_3). Nach Minder werden die einzelnen Auxiliarzellen von den Lappen der sporogenen Zelle umfaßt, angebohrt, ausgesaugt und dann bleiben die Reste (auch die Kerne) zerdrückt übrig. Erhalten bleiben

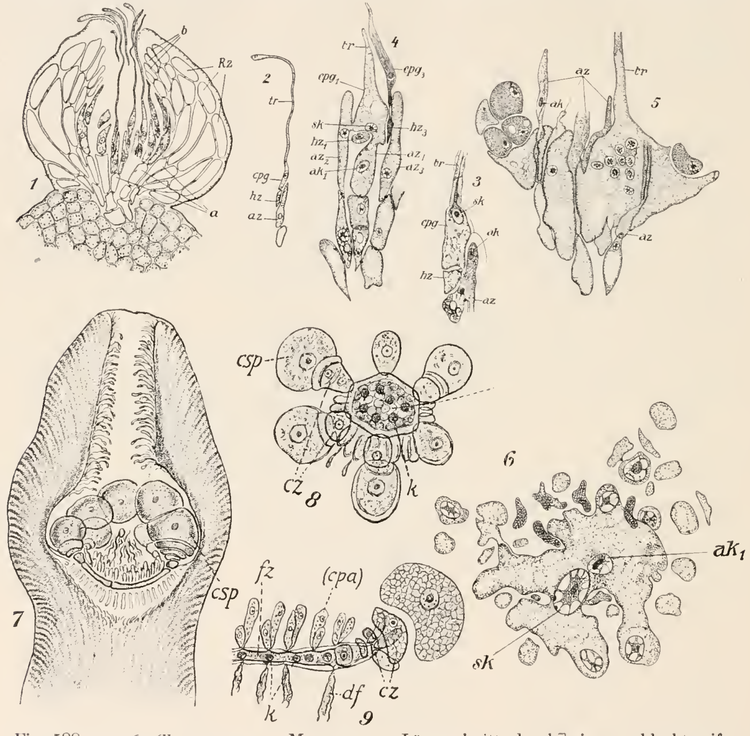


Fig. 588. *1—6 Choreonema* n. Minder. *1* Längsschnitt durch ein geschlechtsreifes Konzeptakulum. *2* Karpogonast, unbefruchtet. *3* Karpogonast, befruchtet. *4* u. *5* Fusionierung der sporogenen Zelle mit den Auxiliarzellen. *6* Dasselbe im Querschnitt. *7* Längsschnitt des weiblichen Konzeptakulums. *8* Placentare Fusionszelle von unten (*Corall. virgata*). *9* Fusionszelle im radialen Schnitt. *cpa* Karpogonast. *tr* Trichogyne. *csp* Karpospore. *cz* Zentralzelle. *az* Auxiliarzelle. *df* Diskusfäden. *k* Kerne.

die unteren Enden der Auxiliarzellen und die Elemente des Diskus, auf welchen sie inseriert sind. Sind alle Auxiliarzellen erfaßt, so hat sich auch die sporogene Zelle als Kuchen von unregelmäßigem Umriß auf dem ganzen Boden des Konzeptakulums ausgebreitet. Der sporogene Kern hat sich geteilt, seine Teilprodukte sind wenigstens teilweise in die peripheren Lappen der Scheibe gewandert und einer von ihnen gelangt jeweils in die Karposporen, die nun am Rande abgeschnitten werden (Fig. 588, *6*). Sind diese alle gebildet, dann zerfällt der ganze Kuchen. — Die Vorgänge weichen von der Entwicklung bei anderen

Florideen etwas ab. Es fehlen z. B. die sonst üblichen Zentralzellen, es fehlt die saubere Trennung von sporogenen und Auxiliarkernen, aber das Prinzipielle bleibt, die völlige Ausnutzung der Auxiliarzellen.

Wir haben unsere Darstellung gegründet auf MINDERS Untersuchungen an Choreonema. Die Angaben von SOLMS über Corallina lauten in Einzelheiten anders. Mögen hier und da bei dem schwierigen Material Irrtümer unterlaufen sein, so scheint mir doch sicher, daß auch tatsächliche Abweichungen vorliegen. Die Fusionsscheibe ist regelmäßiger in der Dicke und in den Umrissen, ebenso die Karposporenabschnürung (Fig. 588, *8*). Die Diskusfäden (*df*) treten deutlicher hervor und auf dem Kuchen bleiben Reste von Zellen länger erhalten (Fig. 588, *2*). Ihre Herkunft, wie so manches andere, muß erneut verglichen werden. Ob es dann auch glücken wird, die zahlreichen, Angaben HEYDRICHS zu entziffern, die bislang wohl von kaum einem Forscher ganz verstanden worden sind, bleibe dahingestellt. Auch die neueren Beobachtungen sprechen nicht gegen die Annahme von SCHMITZ, daß die Korallinen nahe Beziehungen zu den Squamariaceen hätten.

Bei den bislang behandelten Gruppen der Cryptonemiales wachsen die sporogenen Fäden scheinbar regellos auf die Auxiliarzellen hin und man kann niemals oder höchst selten behaupten, daß eine der letzteren auf die Fusionierung mit einem im voraus bestimmten Sporophyten angewiesen sei. In der kleinen aber interessanten Familie der Gloeosiphoniaceen tritt uns nun das letztere zum ersten Male entgegen, und dieselbe Tatsache wird uns auch später noch häufig zu beschäftigen haben. Hier ist das entwickelt, was man mit SCHMITZ und einigen älteren Autoren Prokarp nennt, d. h. „eine Vereinigung von Karpogonästen und Auxiliarzellen, welche sich als selbständiges Ganzes am Thallus der Mutterpflanze abheben".

Die Prokarpien von Gloeosiphonia (Fig. 589, *1*) sitzen der Innenrinde d. h. den ältesten Teilen der Wirteläste an. Die Hauptachse des abgebildeten Zweigsystems besteht aus ziemlich zahlreichen Zellen, sie ist unterhalb ihrer Spitze (*t*) hakig gebogen und an der Umbiegungsstelle liegt (interkalar) die Auxiliarzelle (*az* Fig. 895, *1*), welche sofort durch ihre Größe auffällt.

Unterhalb der Auxiliarzelle entspringen mehrere zum Teil verzweigte Seitenästchen; die meisten derselben sind steril, nur einer oder bisweilen zwei der ältesten (basalen) Zweiglein sind zu Karpogonästen (*cpa*) umgebildet. An ihnen fällt eine große inhaltsreiche Zelle unmittelbar unter dem Karpogonium (hypogyn, *hz*) auf.

Wie in einem Prokarp mehrere Karpogone entwickelt sein können, so können an anderen die Karpogonäste ganz fehlen. Diese Organe verdienen dann, streng genommen, nicht mehr den Namen Prokarp, sie sind solchen Gebilden aber völlig homolog.

Die Zygote entsendet einen sporogenen Faden ziemlich direkt auf die zugehörige Auxiliarzelle hin (Fig. 589, *2*), und diese fusioniert mit jenem. Dabei kann es sein Bewenden haben; doch kommen auch Verzweigungen des sporogenen Fadens vor, und damit ist die Möglichkeit gegeben, daß auch Auxiliarzellen fremder Prokarpien aufgesucht werden. Demnach ist hier die Auxiliarzelle noch nicht unbedingt für ein bestimmtes Karpogon angewiesen.

Abweichend von Dudresnaya schlüpft bei Gloeosiphonia der sporogene Kern (wohl nur von wenig Plasma begleitet) ganz in die Auxiliarzelle ein, und zwar durch eine relativ kleine Öffnung, die alsbald geschlossen wird (Fig. 589, *2*). Dadurch erhält der Prozeß eine große Ähnlichkeit mit einer Befruchtung. Die von SCHMITZ angegebene Kernverschmelzung ist aber

nicht nachzuweisen; die auch durch Färbbarkeit unterschiedenen heterogenen Kerne bleiben dauernd getrennt und meistens in „respektvoller“ Entfernung voneinander. Der Auxiliarkern wird wieder in zwei zerlegt (Fig. 589, *3*); die Auxiliarzelle bildet — in der Regel an der Stelle, wo der sporogene Kern liegt — eine Vorstülpung, und diese wird nach erfolgter Zweiteilung des letzteren als Zentralzelle abgetrennt (*ctrz* Fig. 589, *3*). Diese entwickelt einen kurzen Faden, auf dessen Rückenseite die Karposporen entstehen (Fig. 589, *4*).

Die meisten Zellen des Prokarpzweiges werden inhaltsarm, wenn die Sporenbildung beginnt; nur die Trägerinnen der Auxiliarzelle pflegen reichlich Stoffe zu führen; sie fusionieren dann mit der letzteren (Fig. 589, *4*).

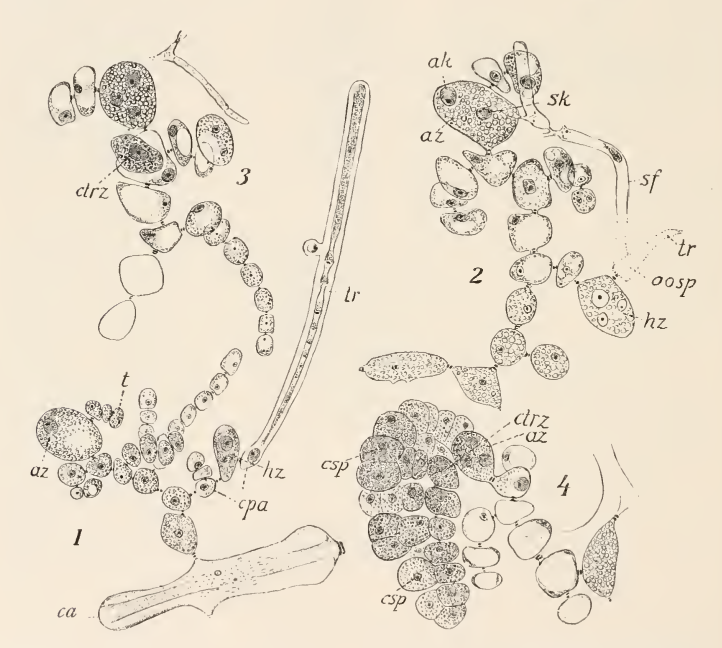


Fig. 589. *Gloeosiphonia* n. OLTMANNS. *1* Prokarpium bei beginnender Befruchtung. *2* Dass. nach Eintritt eines sporogenen Kernes in die Auxiliarzelle. *3* Dass. nach Abgliederung der Zentralzelle. *4* Dass. nach Ausbildung der Karposporen. *ca* Zentrale Achse, *t* Endzelle des Prokarpzweiges, *tr* Trichogyne, *hz* Hypogyne Zelle, *oosp* Oospore, *cpa* Karpogonast, *sf* sporogenerFaden, *az* Auxiliarzelle, *ak* Auxiliarkern, *sk* sporogener Kern, *ctrz* Zentralzelle, *csp* Karposporen. Die Figuren zeigen die verschiedenen Zweiglein in einer Ebene; in Wirklichkeit steht der Karpogonast meist auf der Oberseite der Prokarpachse.

Nicht selten treten in ihnen auch mehrere Kerne auf. Die Zellen, welche die gekrümmte Spitze des Prokarpzweiges bilden, bleiben noch lange gleichsam als Anhang an der Auxiliarzelle erhalten (*t* Fig. 589).

Viel näher beisammen stehen die Elemente des Prokarps bei Thuretella Shousboei Schmitz (Crouania Thur.), welche BORNET, später HASSENCAMP untersuchten. Das ganze Prokarp ist im wesentlichen fünf- bis sechs-

zellig (Fig. 590). Seitlich an einem vegetativen Zweige steht eine Tragzelle (*trz*), diese bildet einen kurzen, aufrechten Ast, in welchem die Auxiliarzelle (*az*) den untersten Platz einnimmt; über ihr steht meist nur eine Zelle. An der Tragzelle entspringt außerdem der dreizellige Karpogonast; derselbe ist so gekrümmt, daß das Karpogon der Auxiliarzelle sehr nahe liegt (Fig. 590, *1*). Nach der Befruchtung kann man von der Bildung eines sporogenen Fadens kaum reden. Ein ganz kurzer Fortsatz wird von der Zygote gegen die Auxiliarzelle getrieben und fusioniert mit dieser. Der Kern der Oospore teilt sich einmal und einer der Tochterkerne tritt zusammen mit etwas Plasma in die Auxiliarzelle über — als sporogenes Zellchen. In der Auxiliarzelle spielen sich im wesentlichen dieselben Prozesse ab wie bei Gloeosiphonia (Fig. 590, *2*), doch können nach einem der Dudresnaya coccinea ähnlichen Vorgange zwei Zentralzellen aus der Fusionszelle hervorgehen, welche dann ihrerseits Sporenbüschel bilden. Um dieselben entstehen Hüllfäden (*h* Fig. 590, *2*), welche von dem Tragast des Prokarps ausgehen.

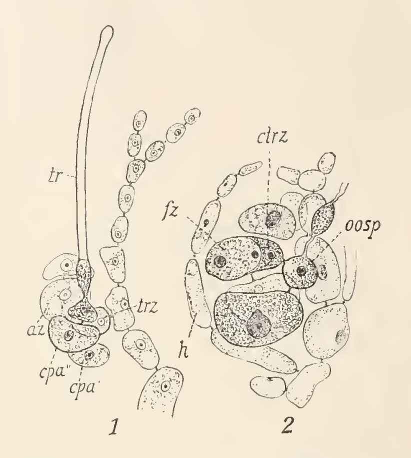


Fig. 590. *Thuretella Shousboei* n. HASSENCAMP. *1* Prokarp vor der Befruchtung. *2* Dass. nach Fusionierung der sporogenen Zelle mit der Auxiliarzelle. *trz* Tragzelle, *h* Hüllfäden, alles andere wie in früheren Figuren.

Mit solchen Prokarpien, wie sie soeben beschrieben wurden, ist nun schon der Hinweis auf diejenigen Bildungen gegeben, welche ganz charakteristisch bei Ceramiaceen und Rhodomeleen auftreten.

3. Ceramiales.

a) Ceramiaceae.

Aus der Gruppe der Ceramiaceen wählen wir als Beispiel für die Fruchtentwicklung die Callithamnien. Mögen diese auch nicht den allereinfachsten Typus darstellen, so sind sie doch durch NÄGELI, BORNET, JANCZEWSKI, SCHMITZ, PHILLIPS, KYLIN und mich am eingehendsten untersucht und am besten gekannt.

Von dem Aufbau des Prokarpastes gab SCHMITZ in seinen späteren Publikationen eine völlig korrekte Darstellung; ich konnte seine Angaben bestätigen und durch das Studium der Kerne vervollständigen. Danach entspringen aus der Gliederzelle eines oberhalb reich verzweigten Astes in annähernd opponierter Stellung inhaltsreiche Zellen, die wir sofort Auxiliarmutterzellen nennen wollen (*amz* Fig. 592, *1*). Sie stellen, wie wir weiter unten begründen werden, reduzierte Seitenäste dar; dies geht schon aus dem Umstande hervor, daß in einigen Fällen ein zweizelliger Ast an entsprechender Stelle entwickelt wird. Aus dem einen jener „einzelligen Zweige" (dem rechten in unserer Figur 592, *1*, dem linken im Schema 591) entsteht dann ein vierzelliger Karpogonast (*cpa* Fig. 592, *1*). Derselbe ist

der Auxiliarmutterzelle, die man auch Tragzelle nennen kann, an deren Basis seitlich angeheftet, wie aus Fig. 592, *2* besonders deutlich zu erkennen ist; er legt sich binden- oder wurmartig um die fertile Gliederzelle derart, daß das Karpogonium (*cpg*) selbst ungefähr die Mitte zwischen den beiden Auxiliarmutterzellen einnimmt. (Vgl. auch Schema 591).

Erst nach vollzogener Befruchtung teilt sich (das ist die Regel bei allen Ceramiaceen) die Tragzelle des Karpogonastes in eine kleinere untere Basalzelle (*bz* Fig. 592, *2*) und eine obere größere, welch letztere die Auxiliarzelle (*az*) darstellt. Die gegenüberliegende große Zelle verhält sich entsprechend, und beide senden nasenartige Vorsprünge gegeneinander oder

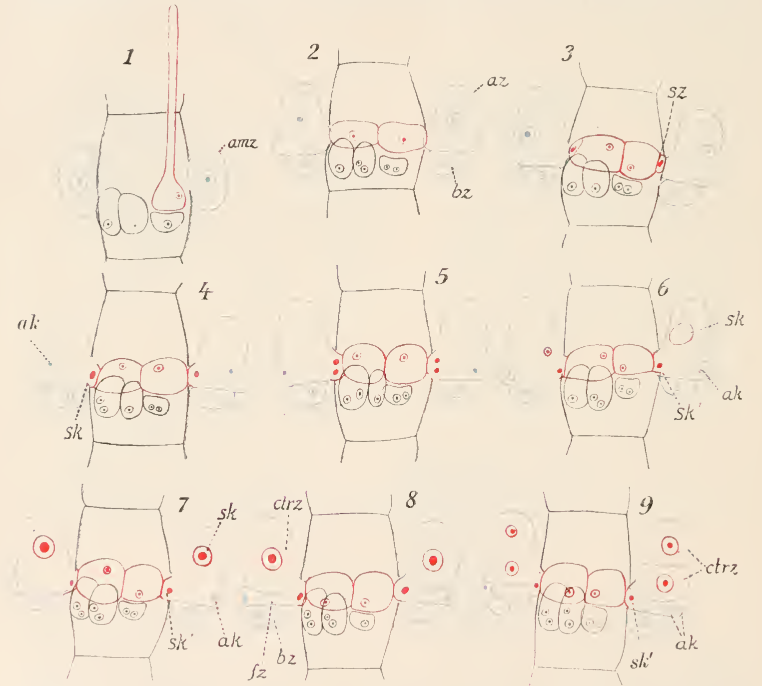


Fig. 591. *Callithamnion corymbosum* n. OLTMANNS. Schema für die Verschmelzung der sporogenen Zellen mit den Auxiliarzellen. Bezeichnungen wie in Fig. 592.

vielmehr gegen das Karpogonium. Dasselbe hat inzwischen einen kurzen, zweizelligen sporogenen Faden (*sf*) entwickelt und dieser produziert nach rechts und links je ein sporogenes Zellchen (*sz*) (bisweilen zwei). Diese in Fig. 592, *2* durch Druck freigelegten Elemente sind an intakten Prokarpien oft schwer sichtbar, weil sie sich meistens zwischen Auxiliar- und Gliederzelle einzwängen. Es läßt sich hier aber doch verfolgen, daß mit dem Fortsatz jeder Auxiliarzelle je eine sporogene Zelle verschmilzt und daß in jene je ein sporogener Kern einwandert, wahrscheinlich in Verbindung mit etwas Plasma.

Wie wir schon bei den Cryptonemien sahen, teilt sich jetzt der sporogene Kern in zwei (*sk* Fig. 592, *3*) und nun beginnt ein eigenartiger Prozeß. Schon zu Anfang der Fusionierung wanderte der Auxiliarkern in die äußerste Ecke (*ak* Fig. 592, *3*) seiner Zelle, tunlichst weit von der Fusionsstelle fort; von den sporogenen Schwesterkernen aber begibt sich einer

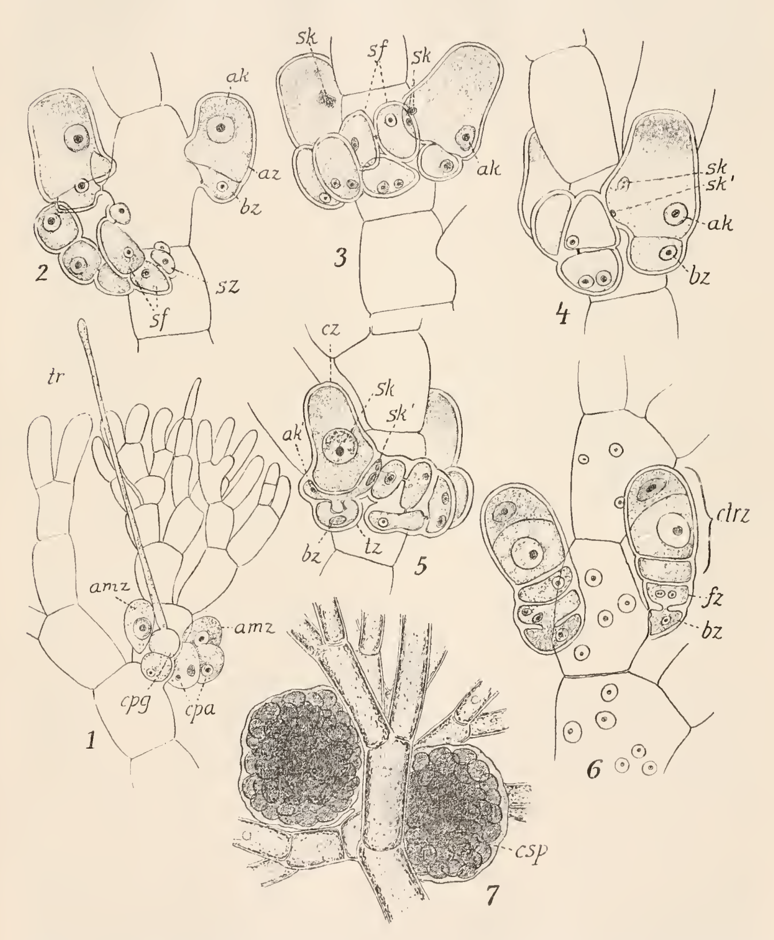


Fig. 592. Fruchtentwicklung bei *Callithamnion corymbosum* n. OLTMANNS u. THURET. *1* Zweig mit unbefruchtetem Prokarp. *2* Prokarp nach der Befruchtung; Karpogonast mit sporogenen Zellchen *(sz)* durch Druck losgelöst. *3* Dass. nach Eintritt des sporogenen Kernes und nach dessen Teilung. *4* Dass.; Wanderung des einen sporogenen Kernes. *5* Dass. nach Bildung der Fußzelle. *6* Dass.; Teilungen der Zentralzelle. 7 Reife Früchte. *cpg* Karpogon, *cpa* Karpogonast, *amz* Auxiliarmutterzelle, *az* Auxiliarzelle, *bz* Basalzelle, *fz* (resp. *tz*) Fußzelle, *cz*, *ctrz* Zentralzelle, *sf* sporogener Faden, *sz* sporogene Zelle, *sk* sporogener Kern, *ak* Auxiliarkern, *csp* Karposporen.

auf die Wanderung gegen die Spitze der Auxiliarzelle hin (*sk* Fig. 592, *3, 4*). Auf diesem Wege nehmen seine Dimensionen wohl auf Grund guter Ernährung dauernd zu, während gleichzeitig der in der äußeren Ecke liegende Auxiliarkern (*ak'* Fig. 592, *5*) wesentlich kleiner wird. So resultieren in der Auxiliar- oder besser Fusionszelle drei Kerne, und zwar ein Auxiliarkern in der äußeren, ein kleiner sporogener Kern in der inneren Ecke der Auxiliarzelle und dazu einer großer sporogener Kern in dem oberen Teil der Auxiliarzelle (Fig. 591, *7*). Durch eine hier etwas schräg gestellte Wand wird nun an der Basis der Fusionszelle eine relativ kleine Fußzelle abgegliedert (Fig. 592, *5 tz*), welche naturgemäß die beiden dort belegenen heterogenen Kerne enthält. Die große, über der Fußzelle entwickelte Zelle beherbergt demnach nur einen sporogenen Kern. Sie ist die Zentralzelle (*cz*). Aus den beiden Zentralzellen entwickeln sich dann durch wiederholte (zum Teil schräge) Teilungen (Fig. 592, *6*) die Sporenhaufen, die hier ihrer Entstehung gemäß als zwei getrennte Ballen in die Erscheinung treten (Fig. 592, *7*, *csp*), während sie bei der nahe verwandten Gattung Seirospora zwei reich verzweigte lockere Fadenbüschel bilden (vgl. Schmitz).

Die Übereinstimmung der geschilderten Prozesse mit denjenigen bei Dudresnaya springt in die Augen, besonders in bezug auf die Entstehung der Zentralzelle und der Fußzelle. Deutlich aber ist auch, daß die sporogene Zelle resp. der sporogene Faden an der Ausbildung der Zentralzelle, äußerlich genommen, einen ungemein geringen Anteil hat. Wand und Plasma derselben entstammen überwiegend der Auxiliarzelle, nur der Kern mit Spuren Plasmas rühren aus dem Sporophyten her, wie bei Gleosiphonia. Und doch dominieren diese in der Zentralzelle und bedingen die Entwicklung der Karposporen.

Im Anschluß an obigen Bericht besprechen wir noch einige andere Ceramiaceen und bemerken, daß auch Formen, die hier nicht erwähnt werden können, sich dem einen oder anderen Typus unschwer einfügen.

Am weitesten von dem üblichen weichen wohl die Auxiliaren und Karpogone der Gattung Ceramium ab. Die Prokarpien entstehen nach Janczewski auf der äußeren (konvexen) Seite der bogig gekrümmten Langtriebe und bilden sich aus der großen axilen Zellreihe an Stelle der oben geschilderten Berindungszellen. Eine Tragzelle sitzt nach Phillips der großen Zelle an, aus ihr entspringen (Fig. 593, *4*) zwei Karpogonäste — eine Erscheinung. die auch schon bei den Gloeosiphonien beobachtet wurde. Nach der Befruchtung gliedert die Tragzelle nach aufwärts eine Auxiliarzelle ab und mit dieser vereinigt sich der sporogene Faden eines Karpogons, nur er entwickelt sich weiter und sorgt für Entstehung eines dichten Karposporenhaufens aus der Auxiliarzelle. So mehrere Ceramium-Arten —, bei Ceramium rubrum führt die Tragzelle nach Kylin von Anfang an nur einen Karpogonast.

Recht einfach und übersichtlich gestaltet sich nach Phillips und Kylin die Ausbildung des Prokarps bei Antithamnion, dem sich Crouania, Ballia u. a. anschließen. Der auch hier vierzellige Carpogonast (*cpa*) sitzt der untersten (basalen) Zelle eines Kurztriebzweigleins seitlich an; er ist aufwärts gekrümmt (Fig. 593, *3*). Von einer Auxiliarzelle ist lange nichts zu sehen; erst wenn das Karpogonium befruchtet ist, wächst die Tragzelle des Karpogonastes nach aufwärts aus und schneidet eine große Auxiliarzelle ab, mit welcher dann ein kurzer sporogener Faden fusioniert (Fig. 593, *3*). Die Einzelheiten dieses Prozesses sind unbekannt.

Die prokarpienbildenden Kurztriebe von Antithamnion können isoliert stehen, häufen sich aber bei manchen Arten an den Spitzen größerer Sprosse;

dann pflegen diese ihr Wachstum zu sistieren und die Früchte stehen scheinbar terminal.

Die fertilen Sprosse von Ptilota und Plumaria entsprechen in ihrer Stellung den alternierend zweizeiligen Kurztrieben, welche den großen Fiederästen opponiert sind (S. 291). Sie stellen Zweiglein dar, welche an ihren Enden dicht gedrängt ca. fünf Äste tragen, die dreizellig sind und mit einem langen Haar endigen (Fig. 593, *2*). Einer von ihnen, von welchem nur die basale Zelle in Fig, 593, *2* wiedergegeben wurde, trägt den vierzelligen Karpogonast (schraffiert) seitlich, fast genau wie Antithamnion (in Fig. 593, *3*)

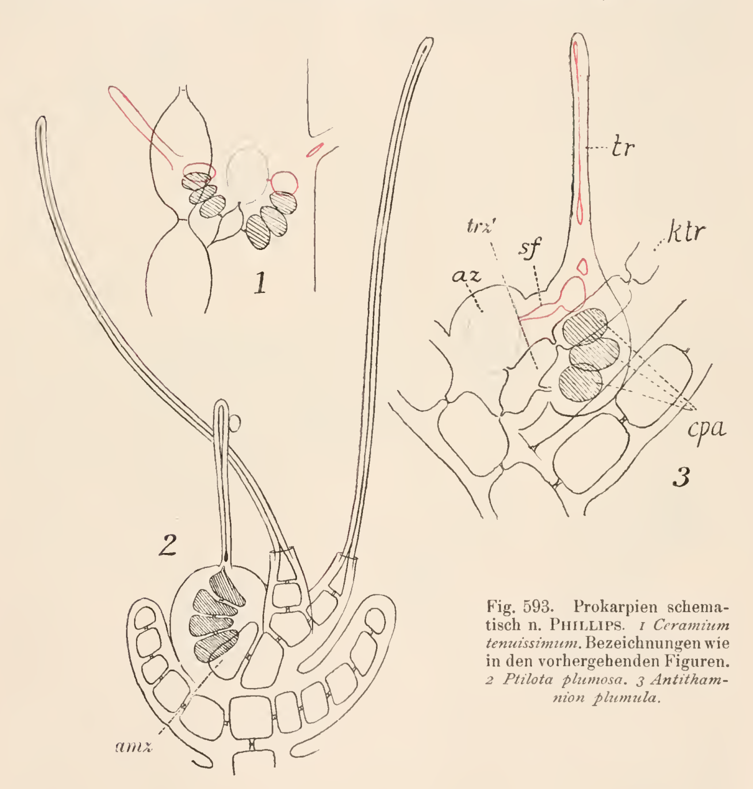


Fig. 593. Prokarpien schematisch n. PHILLIPS. *1 Ceramium tenuissimum.* Bezeichnungen wie in den vorhergehenden Figuren. *2 Ptilota plumosa. 3 Antithamnion plumula.*

und wie dort stellt auch die Tragzelle des Karpogonastes die Auxiliarmutterzelle dar, aus welcher erst nachträglich die Auxiliarzelle aussproßt. Der aus der Fusionszelle entspringende Sporophyt schiebt die eigentliche Terminalzelle hier wie in so vielen Fällen bei den Ceramiaceen zur Seite und krönt nun selbst das Ende des Prokarpzweiges. So PHILLIPS und KYLIN, DAVIS macht abweichende Angaben, die kaum zutreffen.

Griffithia wurde von NÄGELI, JANCZEWSKI, SCHMITZ, SMITH, PHILLIPS, LEWIS und KYLIN untersucht. Die Angaben von PHILLIPS erwiesen

sich überall als richtig, Ergänzungen bezüglich der Kerne lieferten die beiden zuletzt genannten Verfasser. Die Prokarpien stehen an kurzen, dreizelligen Ästen (Fig. 594, *1*); diese entstehen aus den großen Gliederzellen terminal, werden aber später zur Seite geschoben. Ihre Endzelle (Fig. 594, *1*) bleibt bei der weiteren Entwicklung unbeteiligt, die subterminale Zelle aber trägt bei Griffithia corallina u. a. drei Kurztriebe, von denen einer (*pz* in der Figur nach hinten gerichtet) nur einzellig ist, während die beiden anderen (rechts und links, Fig. 594, *1*) zweizellig sind. Die Basalzelle dieser Äste produziert wieder an ihrer unteren resp. äußeren Seite den üblichen vierzelligen Karpogonast (schraffiert) (Fig. 594, *1*), welcher sich derart aufwärts krümmt, daß das Karpogonium selber die Oberseite seiner Tragzelle fast berührt.

Nach der Befruchtung des Karpogons scheidet die Tragzelle des Karpogonastes (Fig. 594, *1a*) eine Auxiliarzelle ab und aus ihr gehen nach erfolgter Fusion die Karposporen vorschriftsmäßig hervor. Der Sporophyt erhält Nahrung dadurch, daß die Auxiliarzelle mit der Tragzelle verschmilzt und diese mit den benachbarten Zellen. Es entsteht also hier eine ausgedehnte „Plazenta“. Nicht immer kommen bei Gr. corallina beide Karpogone zur Ausbildung von Sporen. Das weist auf Griffithia Bornetiana hin, bei dieser wird in jedem Kurztrieb nur ein Karpogon angelegt.

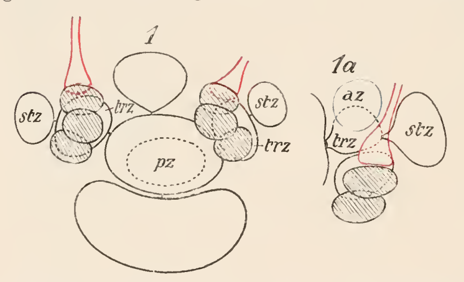


Fig. 594. *Griffithia corallina* n. Kylin. *pz* Perizentrale = einzell. Seitenzweig, *trz* Tragzelle, *stz* sterile Endzelle der fertilen Seitenzweige.

Bei allen Griffithien sind die Zellen des Prokarps in ihrer Anlage mit einem Kern versehen; später können sie einige Kerne enthalten, aber die Zahl reicht niemals an diejenige heran, welche in den vegetativen Zellen gegeben ist. Das Karpogon als solches hat die üblichen beiden Kerne. Die Karposporen sind immer einkernig.

Das schon früh von Bornet, neuerdings von Kylin beschriebene Prokarp von Lejolisia hat fast denselben Bau wie dasjenige von Griffithia. Denken wir uns in Fig. 594 den linken Karpogonast weg, so haben wir eigentlich alles. Das unter der Spitzenzelle gelegene Glied entsendet auch nach drei Richtungen Zweiglein. Einer davon bleibt einzellig und steril; die beiden anderen sind zweizellig. Die Basalzelle der einen entwickelt als Tragzelle den Karpogonast. Nach der Befruchtung schneidet die Tragzelle eine Auxiliare ab und ebenso die Basalzelle des benachbarten zweizelligen Astes, die in Fig. 595, *4* als *az* bezeichnet ist. Die beiden Auxiliaren müssen dann mit sporogenen Fäden resp. Zellen fusionieren, welche von dem einzigen vorhandenen Karpogon ausgehen. Das ist nicht so schwierig, weil alle Zellen hier sehr nahe beisammen liegen, wie das Fig. 595, *2* zeigt, so nahe, daß die Entzifferung der vorgetragenen Einzelheiten für den Beobachter oft recht schwer wird. Im Schema wurde eben manches auseinander gezogen.

Da zwei Auxiliarzellen vorhanden sind, müssen bei Lejolisia auch zwei Karposporenhaufen entstehen, doch ist das hier meistens wenig deutlich, und häufig scheint auch die eine der Auxiliaren untätig zu bleiben. Viel

klarer erkennt man das in den alten NÄGELIschen Figuren von Spermothamnion (Fig. 595, *5*), einer Gattung, die im Aufbau des Prokarps der Lejolisia zweifellos sehr nahe steht.

In anderen Fällen (z. B. bei Sphondylothamnion) verschmelzen mindestens die beiden Auxiliaren und liefern eine große placentare Zelle (Fig. 595, *3*), aus deren Oberfläche dann die Sporen hervorsprossen.



Fig. 595. Zystokarpien und Prokarpien n. BORNET u. NÄGELI. *1 Spermothamnion flabellatum. 2 Lejolisia mediterranea. 3 Sphondylothamnion multifidum. 4 Spermothamnion* (Schema). *5 Spermothamnion (Herpothamnion Naeg.).* Die üblichen Bezeichnungen.

Diejenige Zelle des ganzen Prokarpastes, welche unmittelbar unter der die Auxilliarzellen usw. tragenden liegt — meist die dritte von oben —, pflegt bei den eben behandelten Spermothamnien, Griffithien und Bornetien schon vor der Befruchtung des Karpogons einen Wirtel von sechs bis zehn, oft auch mehr Fäden zu bilden, welche nach dem Vollzug des Sexualaktes

zu einer mehr oder weniger festen Hülle um die Früchte auswachsen (Fig. 595, *1*, *2*). Bei Lejolisia wird die Hülle zu einem Becher mit Öffnung, aus welchem die reifen Karposporen hervortreten.

Man kann in diesem Falle schlechthin von Zystokarpien reden, allein man wird sich vergegenwärtigen müssen, daß diese Gebilde, welche z. B. bei Griffithia ein ganzes Zweigsystem einschließen, nicht genau identisch sind mit den Hüllen von Helminthora usw.

Die Hüllen weisen aber schon auf die Rhodomeleen hin, ebenso die dicht zusammengerückten Zellen der Prokarpzweige.

b) Rhodomelaceae.

Die Prokarpien der Rhodomelaceen bestehen wie diejenigen der Ceramiaceen aus einem vierzelligen Karpogonast (*ca* Fig. 596. *5*), welcher der

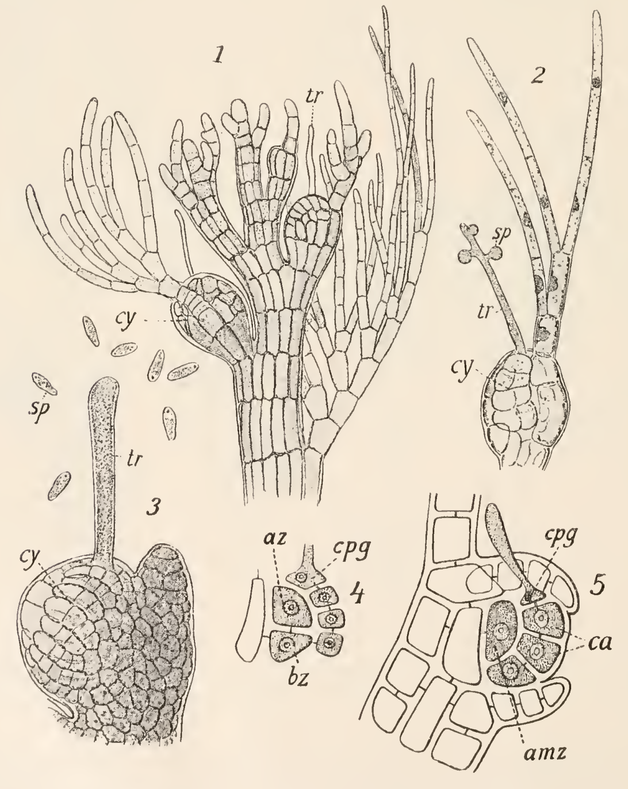


Fig. 596. *1 Polysiphonia nigrescens*; Sproßspitze mit jungen Zystokarpien. Orig. *2 Polysiphonia insidiosa*; Zystokarp n. Bornet. *3 Chondria tenuissima*; desgl. *4*, *5* Cystokarpiin von *Rhodomela* im Längsschnitt n. Falkenberg. *cy* Zystokarpien, *ca* Karpogonast, *cpg* Karpogon, *amz* Auxiliarmutterzelle, *az* Auxiliarzelle, *bz* Basalzelle, *tr* Trichogyne, *sp* Spermaten.

Auxiliarmutterzelle (*amz*) seitlich angeheftet ist, und diese ihrerseits entspringt einer Zelle der axilen Reihe. Das Ganze ist von einer krugartigen Hülle umgeben, welche eine relativ weite Öffnung läßt; die Trichogyne aber tritt nicht aus dieser hervor, sondern wird nach oben herausgestreckt (Fig. 595, *3*). Das ist möglich, weil die Hülle aus zwei Hälften besteht, wie noch gezeigt werden soll.

Bornet, Janczewski, Phillips, Falkenberg und ich haben in erster Linie die zu beschreibenden Vorgänge studiert. Weitere Beobachtungen machten auch Yamanouchi, Connolly, und besonders Kylin.

Als Regel kann man zunächst festhalten, daß die Zystokarpien der Rhodomelaceen in Einzahl an der Basis von Kurztrieben entstehen und zwar entweder an monosiphonen Haartrieben (Fig. 596, *2*) oder an derberen polysiphonen Organen ähnlicher Art (Fig. 596, *3*).

Bei den typischen Polysiphonien wie auch bei Rhodomela nach Kylin werden nur Haartriebe zur Bildung der Prokarpien verwandt, letztere entsprechen demnach in ihrer Anordnung den ersteren, sie entstehen akropetal. Natürlich braucht nicht jeder Haarsproß ein Prokarpium zu tragen; wo aber reichliche Bildung von Sexualorganen statthat, werden doch die meisten von ihnen im fraglichen Sinne benutzt, und es ergibt sich ein Bild wie Fig. 596, *1*.

Formen, welche im vegetativen Aufbau stark von Polysiphonia abweichen, können doch ganz ähnliche Fruchtäste erzeugen; solche bedeuten einen Rückschlag.

Amansia und Vidalia z. B. lassen ihre Prokarpien aus den in dorsaler Reihe (S. 334) stehenden Haartrieben hervorgehen (Fig. 597, *7*), Pollexfenia entwickelt aus der Laubfläche dort, wo sonst nur Andeutungen von Kurztrieben gegeben sind (Fig. 538, S. 329), radiär gebaute Sprößchen vom Charakter einer Polysiphonia (Fig. 597, *5*, *1*), Placophora entsendet ganz ähnliche Gebilde aus dem Rande seiner kriechenden Krusten usw.

Doch nicht überall sind, wie gesagt, Haarsprosse beteiligt. Odonthalia z. B. besitzt solche überhaupt nicht. Die Früchte sitzen hier auf verzweigten Ästen und jeder polysiphone Kurztrieb der letzteren trägt an seiner Basis ein Zystokarp (Fig. 597, *8*).

Auch bei Euzoniella sitzt je eine Frucht an der Basis eines Phyllocladiums (Fig. 597, *1*), die Entwicklungsgeschichte zeigt freilich, daß hier ein monosiphoner Strahl der „Flosse" (Fig. 597, *2*) der Ursprungsort für das Zystokarp ist.

Das Zystokarpium, welches bei Cliftonaea (Fig. 597, *4*) an der Basis der dorsalen Kurztriebe sitzt, entspricht nach Falkenberg einem polysiphonen Sproß, obwohl oben am Kurztriebe Haarsprosse entwickelt werden.

Leveillea endlich treibt an der Basis seiner Phyllokladien endogen ein Sprößchen hervor (Fig. 597, *3*), welches die Frucht trägt.

Ob man Leveillea mit den übrigen Gattungen in Parallele stellen darf, mag vorläufig dahingestellt sein, alle anderen haben ganz unverkennbar die Stellung der Zystokarpien an der Basis von Kurztrieben gemein wie bereits angedeutet wurde. Da wir auf S. 317 die Meinung vertreten haben, daß die verschiedenen Sprosse der Rhodomelaceen homolog seien, hat es für uns nichts Überraschendes, daß die Tragsprosse der Früchte bald mono-, bald polysiphon sind. Für Falkenberg und diejenigen Autoren, welche die Haarsprosse für Blätter erklären, hat aber der eben mitgeteilte Befund eine gewisse Schwierigkeit, und sie sprechen in Konsequenz ihrer Auffassung davon, daß bei gewissen Rhodomelaceen die Fortpflanzungsorgane auf Blättern, bei anderen auf Sprossen

entstehen. Die von mir vorgetragene Meinung scheint mir nicht bloß für die Antheridienstände, sondern auch für die Prokarpien die einfachere zu sein.

Die oben gegebene Regel, daß ein Zystokarp nur auf der Basis eines Sprosses gebildet werde, ist aber durchbrochen bei Dasyeen und Bostrychieen.

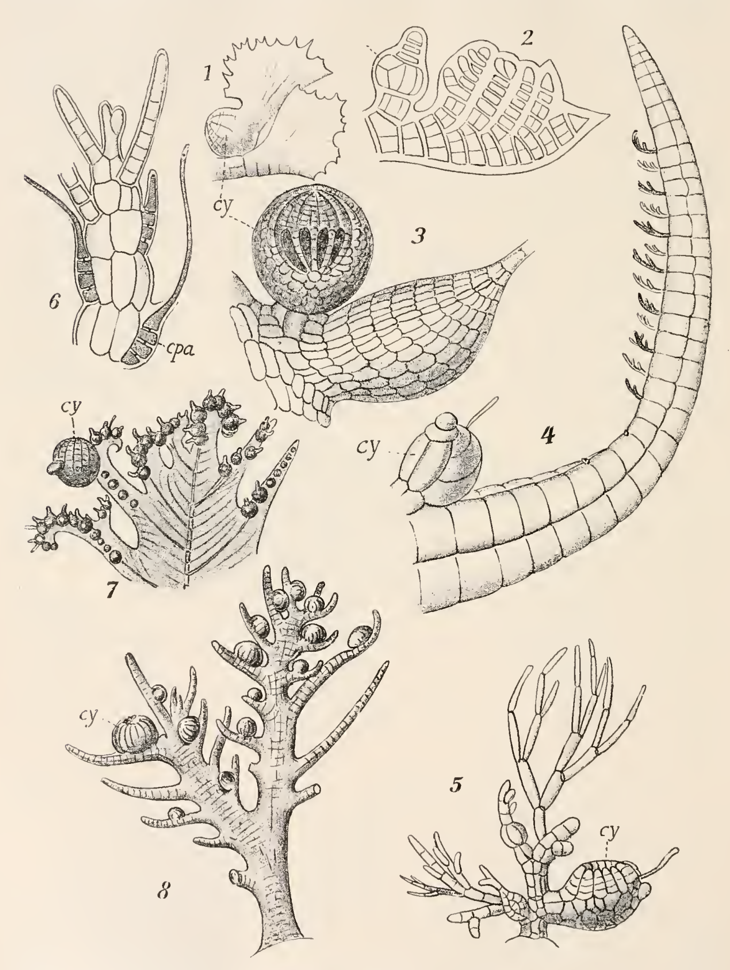


Fig. 597. Rhodomeleen-Fruchtäste n. FALKENBERG. *1, 2 Euzoniella adiantiformis*; älteres und jüngeres Stadium. *3 Leveillea jungermannioides. 4 Cliftonaea pectinata. 5 Pollexfenia. 6 Dasya. 7 Vidalia. 8 Odonthalia. cy* Zystokarpien, *cpa* Karpogonast.

Hier kann jedes Segment eines Sprosses (Fig. 597, *3*) ein Prokarp produzieren, das zudem vor der Befruchtung noch nackt ist.

Die Prokarpien entstehen dort, wo sie sich an Kurztrieben entwickeln, fast immer aus dem zweituntersten Segmente des betreffenden Sprosses, und hier wie bei Dasyen und Bostrychien ist es nur ein einziges Segment, welches diesen Organen den Ursprung gibt; recht selten werden deren mehrere in Anspruch genommen.

Das fertile Segment, mag es stehen wo es will, zerfällt in eine axile Zelle und fünf Perizentralen auch dann, wenn die benachbarten Sproßabschnitte andere Zahlen aufweisen. Die jüngste der Perizentralen wird alsdann durch eine Längswand zerlegt und so entsteht innen die Auxiliarmutterzelle (*amz* Fig. 598, *2*) und außen die Anlage des Karpogonastes (*cpa*). Durch wiederholte Querteilungen wird sie vierzellig, ihre Spitzenzelle streckt sich zur Trichogyne (Fig. 599, *3*). Die Auxiliarmutterzelle gliedert ziemlich spät Zellen ab, die wir mit Phillips sterile nennen wollen (*stz* Fig. 598, *4*). Die erstere von ihnen wird durch eine Querwand von der Basis der Auxiliarmutterzelle abgetrennt (*stz*), eine zweite entsteht nach der Flanke hin. Kylin, der die Dinge nachprüfte, nachdem Phillips und Falkenberg sie bereits richtig erkannt, zeichnet die Fig. 598, *1*. Danach würde der Karpogonast auf der einen, die sterile Zelle auf der anderen Flanke der Perizentrale stehen. Die sterilen Zellen sind in ihrer Funktion nicht erkannt; sie teilen sich meist noch mehrfach, ja sie bilden ganze Büschel — oft erst nach der Befruchtung des Karpogens. Sie fehlen wohl kaum einer Rhodomelee.

Sehr bald nachdem das Spermatium mit der Trichogyne vereinigt ist, wird wie bei den Ceramiaceen die Auxiliarzelle entwickelt, indem die Auxiliarmutterzelle durch eine Querwand zerlegt wird. Die obere Zelle ist die Auxiliare, die untere mag den Namen Tragzelle (*trz* Fig. 598) weiter führen. An letzterer hängen natürlich alle fertilen und sterilen Fäden resp. Ästchen. Falkenberg macht darauf aufmerksam, daß der Auxiliarzelle genau dieselbe Stellung zukomme wie dem Tetrasporangium und aus Kylins Angaben ist ersichtlich, daß die eine sterile Zelle und der Karpogonast den Deckzellen entsprechen.

Die geschilderten Vorgänge, sowie auch die Weiterentwicklung des Prokarpiums lassen sich besonders leicht an Dasya verfolgen, weil hier die Hülle erst relativ spät gebildet wird. Fig. 598, *5* zeigt, wie die Zellen orientiert sind. Die Tragzelle führt außer dem Karpogonast zwei zweizellige sterile Ästchen, die in den Figuren nur zum Teil wiedergegeben wurden.

In der erwähnten Abbildung ist die Befruchtung der Eizelle gerade vollendet, die Auxiliarzelle schon länger abgegliedert. Jetzt wird von der Zygote ein Zellchen seitlich abgeschnitten, und dieses vereinigt sich mit der Auxiliarzelle etwa in deren Mitte (Fig. 598, *6*). Der Prozeß verläuft fast genau so wie die sekundäre Tüpfelbildung an den vegetativen Teilen.

Die kleine Zelle ist die sporogene; sie enthält einen Kern, dieser tritt in die Auxiliarzelle über, und nun spielen sich bei Dasya fast dieselben Vorgänge ab wie bei Callithamnion. Auch hier kommt es in gleicher Weise wie dort zur Wanderung der sporogenen Kerne, zur Verdrängung des Auxiliarkernes (Fig. 598, *7*) und dann zur Abgliederung einer Fußzelle, welche einen sporogenen und einen, meistens aber zwei Auxiliarkerne enthält. In Verbindung damit entsteht natürlich auch eine Zentralzelle, von welcher dann weiterhin die Karposporenbildung ausgeht.

Die Übereinstimmung mit Callithamnion ist eine weitgehende, nur wird hier von der Bildung eines sporogenen Fadens völlig Abstand genommen. Der Sporophyt ist zeitweilig auf die kleine fusionierende Zelle reduziert. Bei Rhodomela u. a. fehlt auch diese nach Kylin; hier teilt sich der Zygotenkern, ohne daß darauf eine Wandbildung folgte und nun

wandert mindestens ein sporogener Kern durch einen einfachen Fortsatz in die Auxiliarzelle hinüber. Diese läßt ihren eigenen Kern durch den erweiterten Tüpfelkanal in die Tragzelle gleiten. Zu einer Wandbildung mit Abkapselung der Auxiliarkerne kommt es also nicht.

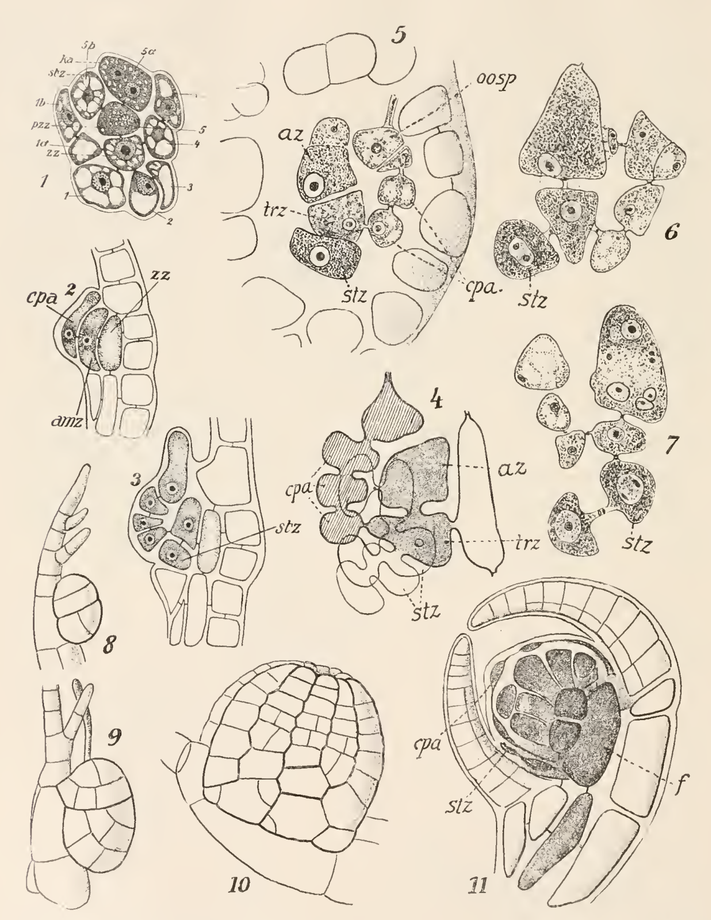


Fig. 598. Zystokarp der Rhodomeleen n. Falkenberg, Kylin, Phillips u. Oltmanns. *1—4 Rhodomela subfusca*; Entwicklung des Karpogonastes usw. *5—7 Dasya;* Fusionierung der sporogenen Zelle mit der Auxiliarzelle usw. *8—10 Polysiphonia sertularioides*; Entwicklung der Zystokarpwand. *11* Dies.; halbreifes Zystokarp. *stz* sterile Zellen, *f* Fusionszelle. Die anderen Bezeichnungen wie üblich.

Yamanouchi hat für Polysyphonia über diese Vorgänge ziemlich abweichende Angaben gemacht, seine Befunde konnte bislang niemand bestätigen.

Aus der Zentralzelle resp. aus dem Oberteil der Auxiliare wird eine Zelle abgegliedert und aus dieser geht ein Büschel kurzer sporogener Fäden hervor, die sich reichlich verzweigen und an ihren Enden Karposporen bilden (Fig. 598, *11*). Falkenberg unterscheidet hier zwei Typen. Bei den Dasyeen und ihren Verwandten ist der Aufbau der sporogenen Fäden monopodial, bei den übrigen Rhodomelaceen ist er sympodial (s. auch Kylin).

Wenn die Karposporen zu reifen beginnen, treten häufig Zellfusionierungen in die Erscheinung. So können sich unter Auflösung der trennenden Wände Zentralzelle, Fußzelle, eventuell auch Tragzelle usw. miteinander vereinigen (*f* Fig. 598, *11*), eine Erscheinung, der wir unten noch häufiger Erwähnung zu tun haben werden.

Die Hülle, welche die Prokarpien der Rhodomelaceen umgibt, nimmt ihren Ursprung aus den beiden Perizentralen, welche dem jungen Prokarpaste rechts und links anliegen, wie das ein Querschnitt an geeigneter Stelle (Fig. 598, *1*) am einfachsten ergibt. Betrachtung von der Seite (Fig. 598, *8*) zeigt, daß die fraglichen Perizentralen zunächst durch eine Querwand in zwei Hälften zerlegt werden, welche sich dann weiter gliedern (Fig. *8*, *9*); und sehr bald kann man mit Falkenberg nicht mehr darüber in Zweifel sein, daß man die ganze Masse als Fäden aufzufassen hat, welche sich, miteinander kongenital verwachsen, durch eine Scheitelzelle verlängern (Fig. *10*).

Bis zum Beginn des Befruchtungsvorganges ist die Hülle einschichtig (Fig. 596, *5*) und besteht ihrer Entwicklung gemäß aus zwei Klappen, wie Muschelschalen. Später, mit Beginn der Befruchtung, schließen die beiden Hälften fest zu einem Becher zusammen, wachsen noch erheblich und werden mehrschichtig.

Letzteres geschieht durch perikline (Fig. 598, *11*) Teilungen, welche, von unten her beginnend, in den Zellreihen, die wir als Fäden betrachteten, auftreten. Die inneren so entstandenen Zellen teilen sich nicht weiter, die äußeren dagegen werden durch eine radiale Längswand zerlegt, so daß nunmehr an Stelle jedes ursprünglich einreihigen Fadens ein anderer vorhanden ist, welcher auf seiner Innenseite aus einer, auf seiner Außenseite aus zwei Zellreihen besteht; solches Gebilde kann man dann auffassen als Polysiphoniasproß, der nur einseitig Perizentralen bildet. Die parallel laufenden Zellreihen werden durch sekundäre Tüpfel verknüpft, und damit hat es dann bei den Formen sein Bewenden, welche ihre vegetativen Teile nicht berinden, bei anderen Arten und Gattungen aber erstreckt sich die Berindung auch auf die Fruchthüllen, indem an diesen die Außenzellen sich noch weiter teilen. Durch besonders starke Entwicklung der Zystokarpwandung zeichnen sich u. a. die Chondrien (Fig. 596, *3*) und deren Verwandte aus.

Phillips glaubte auf der Innenseite der Hülle noch besondere Fäden gefunden zu haben, Falkenberg zeigt aber, daß diese nichts anderes sind als die inneren Zellreihen, welche aus der ersten Längsteilung in der Wand resultieren.

Die sterilen Zellen, welche der Tragzelle ansitzen, spielen bei dem Karposporenbildungsprozeß ebensowenig eine Rolle wie bei der Wandbildung des Zystokarps; sie werden vielfach zusammen mit dem Karpogonast vom wachsenden Sporophyten zerdrückt, wie das in Fig. 598, *11* erkennbar ist. In manchen Fällen aber (Chondria usw.) bleiben sie nicht bloß bestehen, sondern wachsen auch zu einem mehr oder weniger ausgedehnten Fadensystem heran, das sich zwischen die Karposporenmasse und die Zystokarpwand einschiebt.

c) Delesseriaceae.

In der Gruppe der Delesserien sitzen die Prokarpien meistens in besonderen Fruchtsprößchen. Diese entstehen bei Delesseria sanguinea (Hydrolapathum) neben vegetativen Verjüngungssprossen an der persistierenden Mittelrippe der blattartigen Sprosse bisweilen zu einer Zeit, wo noch die ganze Laubfläche vorhanden ist, häufiger nach der Zerstörung derselben (Fig. 599, *1*). Die Fruchtsprosse sind an der Rippe auf beiden Seiten des Laubes, rechts und links von der Mediane, in zwei Reihen geordnet.

Nach PHILLIPS, dessen Angaben SVEDELIUS vollauf bestätigen konnte, während KYLIN in Nebensachen abweicht, gleicht das Prokarpium der Delesseriaceen völlig dem der Rhodomelaceen. Mit der axilen Zellreihe ist die Tragzelle (*trz* Fig. 599, *3*) verknüpft, an dieser hängt einerseits der übliche vierzellige Karpogonast, andererseits eine sterile Zelle (*stz* Fig. 599, *4*). In dem nur wenige Millimeter langen Fruchtsproß der Del. sanguinea trägt mit Ausnahme der oberen und unteren jede Zelle der Achse ein Paar Prokarpien. Diese Paare stehen, wenn man den Sproß von der Fläche betrachtet, abwechselnd rechts und links von jener. In der Fig. 599, *3* konnte nur ein Prokarpium eines Paares gezeichnet werden, weil das zweite durch das erste verdeckt ist, denn es liegt der anderen (in der Abbildung hinteren) Fläche des Sprosses zugekehrt. Fig. 599, *2* dagegen zeigt einen Fruchtsproß von der Kante, in ihr sind die dem Beschauer zugekehrten Prokarppaare dunkel, die abgekehrten heller gehalten.

Wie viele von den zahlreichen Trichogynen, die kaum über die Oberfläche des Thallus herausgestreckt werden, der Befruchtung unterliegen, ist nicht ganz klar, dagegen ist es Regel, daß sich nur ein Prokarpium zur Frucht entwickelt.

Nach der Befruchtung gliedert die Tragzelle erst die Auxiliarzelle ab und aus ihr entwickeln sich in bekannter Weise die sporogenen Fäden (*sf* Fig. 599, *7*). Die an der Tragzelle hängende sterile verzweigt sich zu recht ansehnlichen Büscheln (*stz*) und endlich beginnen die vegetativen Zellen in der Nähe des Prokarpiums sich zu teilen. Damit entsteht um den Sporophyten eine derbe Hülle, welche nur in der Mitte einen engen Porus offen läßt, aus dem später die Karposporen ausschlüpfen können. Die sterilen Zellen eilen den sporogenen Fäden in der Entwicklung voraus (Fig. 599, 7), später werden sie aber völlig verdrängt; die Masse der sporogenen Fäden resp. der Karposporen erscheint auf älteren Entwicklungsstufen strahlig gelappt (Fig. 599, *6*), und infolge der massigen Entwicklung der Zystokarpwand gewinnen die ganzen Fruchtsprosse das in Fig. 599, *5* wiedergegebene Aussehen.

Andere Delesseria-Arten, von welchen besonders KYLIN einige untersucht hat, verhalten sich ähnlich, doch ist die Verteilung der Fruchtsprosse oft eine andere und es können auch (z. B. bei Del. alata) gelegentlich Prokarpien auf den Hauptsprossen selbst entstehen.

Am weitesten weicht Del. sinuosa (Phycodrys) ab, denn hier sind die Prokarpien nicht an eine Rippe resp. an eine axile Zellreihe gebunden, sondern sie treten an beliebigen, oft nur einschichtigen Stellen des Thallus auf. Auch das scheint mir (vgl. oben S. 361) eine Annäherung dieser Art an die Nitophylleen zu bedingen und KYLIN stellt sie auch zu diesen.

In dieser Gruppe ist von Rippenbildung bekanntlich nichts oder nur wenig zu verspüren und so ist der Ort für die Prokarpbildung im voraus kaum bestimmt, die Früchte treten scheinbar regellos auf. Dort aber, wo sie gebildet werden, wird der Thallus mehrschichtig, es kommt eine axile Zellreihe zum Vor-

schein (Fig. 600, *1*) und dieser ist das ganze Prokarp mit Hilfe der Auxiliarmutterzelle angeheftet. In einem Sproßabschnitte pflegt nur ein Paar von Prokarpien zu entstehen (Fig. 600, *1*), und nur eins der letzteren entwickelt sich

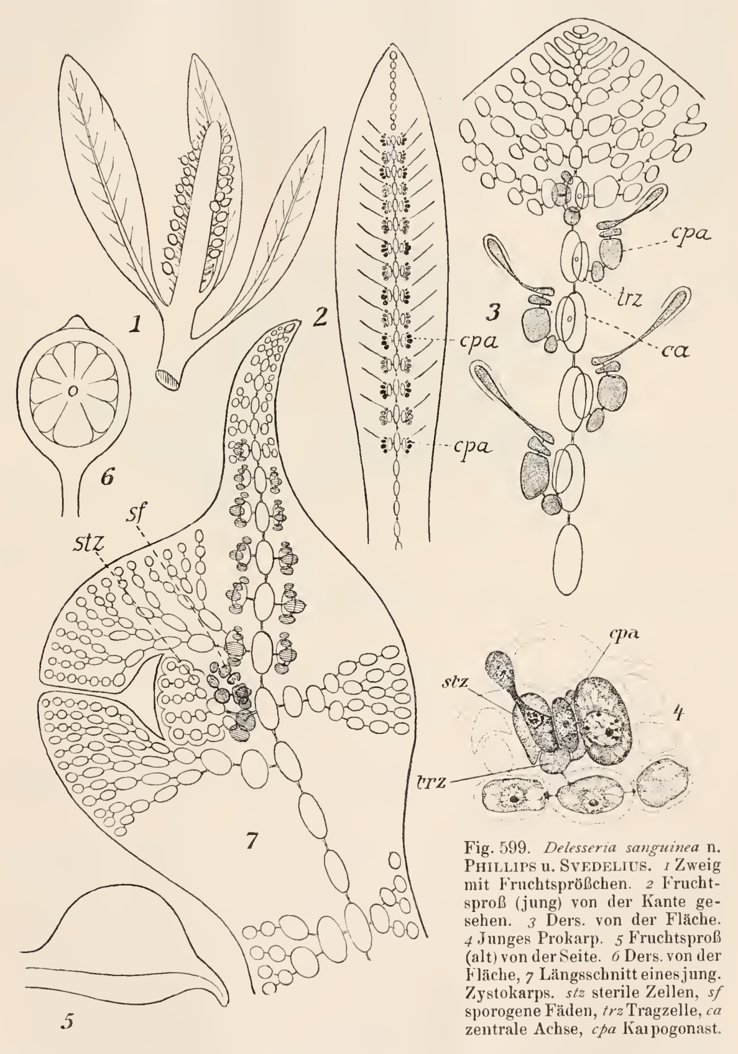


Fig. 599. *Delesseria sanguinea* n. PHILLIPS u. SVEDELIUS. *1* Zweig mit Fruchtsprößchen. *2* Fruchtsproß (jung) von der Kante gesehen. *3* Ders. von der Fläche. *4* Junges Prokarp. *5* Fruchtsproß (alt) von der Seite. *6* Ders. von der Fläche, *7* Längsschnitt eines jung. Zystokarps. *stz* sterile Zellen, *sf* sporogene Fäden, *trz* Tragzelle, *ca* zentrale Achse, *cpa* Karpogonast.

ebenso wie dasjenige der Delesserien. So entstehen denn, auf dem dünnen Laub unregelmäßig verteilt, relativ große warzige oder pustelartige Zystokarpien (Fig. 600, *2*), die als solche leicht in die Augen springen.

Bei Nitophyllum kommen Verschmelzungen der Zentralzelle mit den Nachbarn zu einer Plazenta vor. Für diese Gattung wird von allen Forschern angegeben, daß sich die Zystokarpien an ihrer Basis erweitern. Von den Prokarpien (Fig. 600, *1*) beginnend wird nämlich der Thallus über eine ziemlich große Kreisfläche hin mehrschichtig und wenn nun der Sporophyt sich vergrößert, treibt er das Gewebe zwischen der mittleren und der peripheren Lage auseinander (vgl. Fig. 600, *2*).

Martensia bildet die Früchte auf beiden Seiten des netzigen Thallusteiles, und zwar sind es die Schneiden der radial gestellten Netzbalken, die ihnen den Ursprung geben (SVEDELIUS). Diese sind zunächst einschichtig, werden aber genau wie bei Nitophyllum unter Entwicklung einer Zentralachse mehrschichtig. Aus dieser gehen die Prokarpien hervor und verhalten sich weithern ebenso

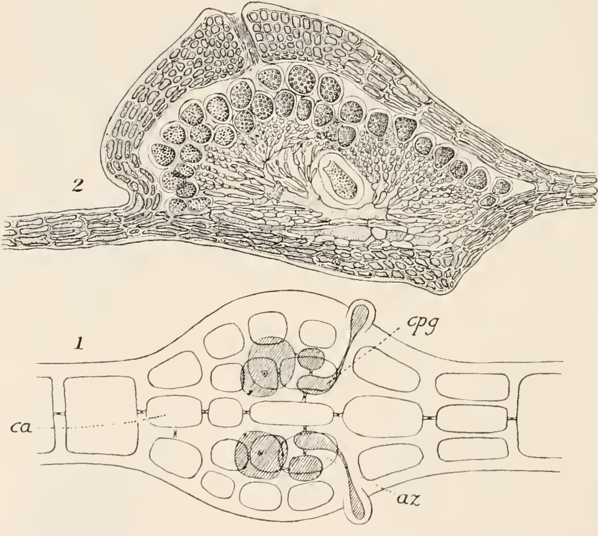


Fig. 600. *1 Nitophyllum laceratum;* Thallus quer. Schema der Prokarpien n. PHILLIPS. *2 Nitophyllum (Schizoglossum).* Zystokarp im Querschnitt des Thallus n. KÜTZING. *cpg* Karpogon, *az* Auxiliarzelle, *ca* axile Zellreihe.

wie bei den übrigen Delesseriaceen. Ein auffallender Gegensatz besteht zwischen dem Sporophyten und dem Gametophyten. Letzterer hat ausschließlich vielkernige Zellen, sogar der Karpogonast besitzt solche; die Karposporen aber und die Fäden, welche sie erzeugen, sind stets einkernig.

Einige andere Gattungen zeigen vielleicht geringe Abweichungen, z. B. Grinellia, doch bedürfen BRANNONIS Angaben über diese wohl der Nachprüfung.

Die bislang behandelten Gruppen sind die bestuntersuchten, und es ist nicht schwer, sie nach dem Verhalten des Sporophyten, der Auxiliarzellen und eventuell nach der Hüllbildung in eine Reihe anzuordnen; nicht wenige Florideenfamilien fügen sich aber dieser einfachen Reihe, resp. den drei großen Gruppen, die wir bildeten, nicht oder doch nicht leicht ein. Das sind in erster Linie die Familien, welche SCHMITZ als Gigartinales

und zum Teil als Rhodymeniales zusammenfaßte. Sie sind weit weniger gut untersucht, speziell das Verhalten der sporogenen Zelle, der Auxiliarkerne usw. ist kaum in einem Falle bekannt. Damit mag es gerechtfertigt werden, wenn wir die fraglichen Familien kürzer behandeln.

Ich halte es nicht für ausgeschlossen, ja sogar für wahrscheinlich, daß die Gruppen, welche Schmitz unter obiger Bezeichnung vereinigte, nicht so nahe zusammengehören, wie unser Autor glaubte; wir werden noch sehen, daß sie sich puncto Auxiliarzelle und in manchen anderen Dingen recht verschieden verhalten. Allein ich halte es für unzweckmäßig, auf Grund dieser allgemeinen Erkenntnis sofort eine tiefgreifende Umsstellung der alten Gruppen vorzunehmen, ehe nach den verschiedensten Richtungen gründlichere Untersuchungen vorliegen, die freilich um so mehr zu wünschen wären, als wir vielfach hier auf die äußerst kurzen und deshalb oft schwer verständlichen Angaben in Diagnosenform bei Schmitz-Hauptfleisch angewiesen sind.

Nur die Schmitzschen Rhodymeniales vermag ich in dem vollen Umfange nicht beizubehalten, wie sie der Autor aufstellte; ich glaube, man muß schon jetzt die Delesseriaceen, Ceramiaceen und Rhodomelaceen zu einer besonderen Gruppe vereinigen, wie es oben geschah, und dieser die Rhodymeniales im engeren Sinne gegenüberstellen (s. unten).

4. Gigartinales.

Die Fruchtbildung der Gigartinaceen scheint mir am leichtesten verständlich zu werden, wenn wir von Harveyella ausgehen. Diese parasitische Form entspricht zwar kaum dem eigentlichen Typus der in Rede stehenden Familie, sie wurde von Schmitz sogar zu den Gelidiaceen gezählt, allein sie ist eine der wenigen Formen, von welcher wir durch Sturch eingehender unterrichtet sind.

Harveyella bildet, wie im Kapitel über Parasiten noch zu berichten sein wird, Polster mit annähernd radiär verlaufenden Fäden (Fig. 601). Eine Anzahl derselben trägt Prokarpien.

Der Karpogonast sitzt wie üblich an der Tragzelle (Fig. 602, *1*) und diese entsendet thalluseinwärts die sterilen Elemente (*stz*). Nach der Befruchtung vereinigt sich ein kurzer sporogener Faden mit dem oberen Ende der Tragzelle, welche ohne weitere Teilung als Auxiliarzelle verwendet wird. Das apikale Ende der Auxiliarzelle wird als Zentralzelle (*ctrz*) abgegliedert, während der untere Teil mit den sterilen Zellen fusioniert (Fig. 602, *2*).

Nur ein Prokarpium von den zahlreich angelegten entwickelt sich weiter, aus seiner Zentralzelle wachsen viele sporogene Fäden nach allen Richtungen annähernd parallel zur Oberfläche des Polsters zwischen dem Gewebe desselben hindurch und entsenden dann nach aufwärts verästelte Zweiglein, welche die Karposporen produzieren. Für diese ist dadurch Platz geschaffen, daß die radiären Fäden des Polsters in den Regionen, welche der Innenrinde entsprechen mögen, sich seitlich voneinander lösen und sich gleichzeitig strecken, während die Außenrinde unter vermehrtem Wachstum fester zusammenschließt, wie wir das ähnlich schon für Gelidium konstatieren.

Die Prokarpien der typischen Gigartineen zeigen in der Zellenzahl des Karpogonastes wie auch im Verhalten der Auxiliarzelle leichte Abweichungen.

Chondrus, von Kylin untersucht, besitzt eine besonders große Tragzelle (Fig. 602, *5*) in der Innenrinde, an dieser hängt ein dreizelliger Karpogonast, der natürlich seine Trichogyne nach außen streckt. Die Tragzelle

wird mit allen benachbarten Rindenzellen durch sekundäre Tüpfel verkettet. Die sporogene Zelle tritt in die Tragzelle ein, diese fungiert also direkt als Auxiliarzelle.

Auch eine Zentralzelle wird nicht abgegliedert, vielmehr entsendet die Auxiliar-(Trag-)Zelle (Fig. 602, *6*) nach verschiedenen Richtungen sporogene Fäden, welche sich unter reichlicher Verzweigung in der Innenrinde und auch im Zentralkörper des fertilen Sprosses ausbreiten (Fig. 602, *3*). Das Gewebe des letzteren wird dabei aufgelockert und die Karposporen erscheinen endlich in mehr oder weniger großen Gruppen, die als dunkelrote Massen dem fädigen, farblosen, sterilen Gewebe eingelagert sind (Fig. 602, *4*), ein Bild, das namentlich für Chondrus, Gigartina, Phyllophora u. a. charakteristisch ist. Die Gruppierung der Sporen kommt nach Schmitz dadurch



Fig. 601. *Harveyella mirabilis* n. Sturch. Die Pflanze parasitiert auf *Rhodomela*. Der Sporophyt ist schwarz gehalten.

zustande, daß die sporogenen Fäden in mehrere kurze Ästchen ausgehen, deren Endzellen sich nebst den darunter liegenden Gliederzellen in Karposporen umwandeln.

Bei Gigartina wachsen die sporogenen Fäden einfach durch das vegetative Gewebe hindurch, und bei Stenogramme (Johnson) trägt dieses unter Absterben zur Ernährung derselben bei; bei Chondrus aber werden die sporogenen Fäden nach Schmitz mit vegetativen Zellen durch Tüpfel mehrfach verbunden (Kylin konnte das aber nicht finden) und bei Mychodea geht diese „Vertüpfelung“ noch weiter. Kurzgliederige Seitensprosse der sporogenen Fäden wachsen an den Zellen des sterilen Gewebes entlang, verbinden sich mit diesen durch Tüpfel und schreiten dann erst zur Ausbildung einer Sporengruppe.

Die ganze Masse der Karposporen wird bei manchen Gattungen (Iridaea, Gigartina u. a.) durch eine „Faserschicht“ umhüllt, d. h. durch Hyphen, welche miteinander verflochten gleichsam eine sekundäre Zystokarpwand bilden.

Die Früchte der Gigartinaceen entstehen bei vielen Gattungen (Chondrus, Iridaea u. a.) an beliebigen Stellen des Thallus, bei anderen dagegen (Gigar-

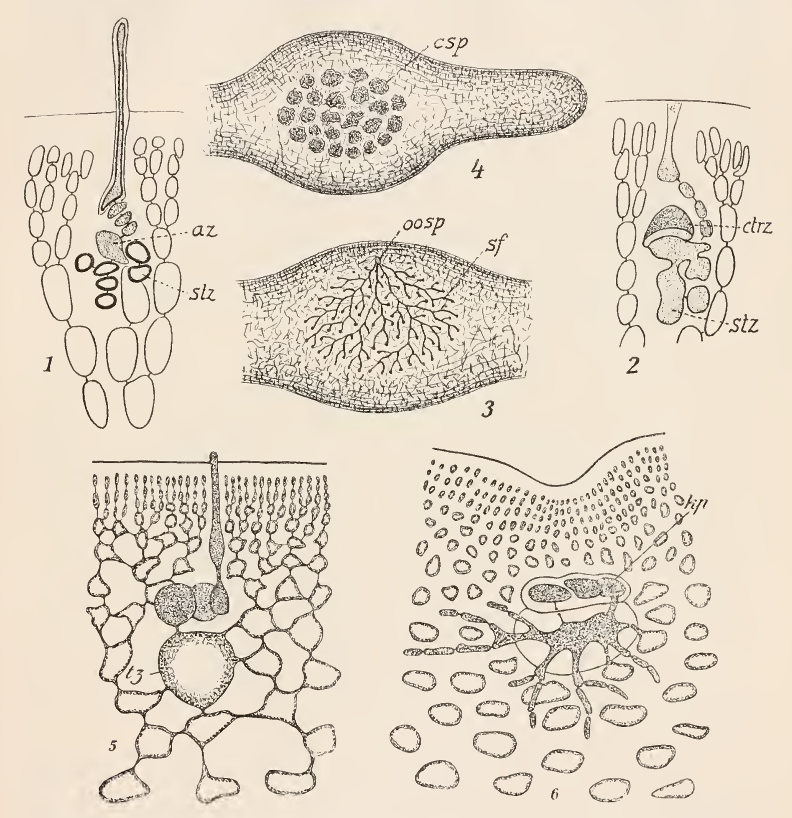


Fig. 602. *1, 2 Harveyella mirabilis;* Prokarpien, vor der Befruchtung resp. nach Bildung der Zentralzelle n. STURCH. *3 Gigartina*; Querschnitt des fertilen Sproßstückes; Schema für die Verteilung der sporogenen Fäden. *4* Dies., reife Karposporen im fertilen Sproß n. LÜRSSEN. *az* Auxiliarmutterzelle, *stz* sterile Zelle, *ctrz* Zentralzelle, *sf* sporogene Fäden, *csp* Karposporen, *tz* Tragzelle, *kp* Karpogon. *5* u. *6 Chondrus* n. KYLIN. *5* Prokarp. *6* Auswachsende Auxiliarzelle.

tina, Phyllophora usw.) sind ihnen besondere warzen- oder zitzenähnliche Bildungen (Fig. 492, S. 274) teils am Rande, teils auf der Fläche der Sprosse angewiesen. Bei Stenogramme ist es nach JOHNSON ein mittelrippenartiger dickerer Streifen des Thallus. In der Regel dürften zunächst zahlreiche Prokarpien vorhanden sein; die meisten gehen indes wie bei Delesseria zugrunde. Ob aber ein erwachsenes Zystokarpium sich stets von einem

oder gelegentlich auch von einigen Prokarpien herleitet, entzieht sich meiner Kenntnis.

Überall müssen die Rindenschichten dort emporgewölbt und eventuell vermehrt werden, wo ein Zystokarp entsteht, und es bildet sich meistens auf dem Scheitel der Vorwölbung ein Porus, der späterhin die Sporen entläßt. Bisweilen werden nach Schmitz-Hauptfleisch auch mehrere Poren entwickelt.

Die Vorgänge bei diesen Formen erinnern an Dermonema, sowie an die Chaetangiaceen, und doch ist in der Anwesenheit der Auxiliarzelle ein scharfer Unterschied gegeben. Dort gehen die sporogenen Fäden direkt von der Eizelle aus, hier entsprossen sie einer regelrecht entwickelten Auxiliarzelle. Damit aber nähern sich die Gigartinaceen zweifellos der Ceramiaceenreihe und der Unterschied zwischen beiden Gruppen bestände in einer starken Entwicklung des Sporophyten auf der einen, in einer Reduktion desselben auf der anderen Seite. Wie weit in diesen Tatbeständen direkte Verwandtschaftsbeziehungen zum Ausdruck kommen, ist momentan kaum zu sagen. Wer solche betont, darf aber auf der anderen Seite nicht verschweigen, daß ein ziemlich einfacher Weg von den Chaetangiaceen zu den Gigartinen hinüberführt, nämlich durch Vermittlung der Wrangeliaceen, die wir an anderer Stelle behandeln.

Zu den Gigartinales muß man mit Schmitz wohl auch noch die Rhodophyllidaceen rechnen. Sie sind meistens durch Zystokarpien mit derber Wand und gut entwickeltem Porus ausgezeichnet (Fig. 603). Die Wandung entwickelt sich in ähnlicher Weise wie bei den Gelidiaceen (S. 384), d. h. die Rinde zeigt lokal ein erheblich gesteigertes Wachstum und wölbt sich deshalb stark nach außen; gleichzeitig löst sie sich von den zentralen Gewebeelementen los, und so entsteht ein mehr oder weniger großer Hohlraum. Dieser wird häufig durchzogen von einer Anzahl radiärer Rindenzellen, welche bei Abhebung der Zystokarpwand nicht gerissen sind, sondern der skizzierten Bewegung durch Dehnung und Wachstum folgten (Fig. 603, *2*). Außerdem kann die Höhlung des Zystokarpiums sekundär erfüllt werden durch ein meist sehr lockeres Geflecht von Hyphen, welche von der Innenwand her unregelmäßig in dieselbe einwachsen. In dieser Höhlung etabliert sich nun der Fruchtkern, welcher die Karposporen liefert.

Dies Gebilde ist bei den Rhodophyllidaceen nicht dem Boden des Zystokarps angeheftet, wie in anderen Gruppen (Delesserien usw.), es hängt vielmehr von oben herunter (Fig. 603, *2*), indem es nicht weit von der Mündung seitlich angeheftet ist.

Kylin gab Aufschluß über die Entwicklung von Cystoclonium, Rhodophyllis und Euthora, nachdem freilich durch Schmitz u. a. schon manches bekannt geworden war. Der dreizellige Karpogonast sitzt im erwachsenen Zustande, wie Fig. 604, *1* zeigt, einer Zelle der inneren Rindenschicht an, die als Tragzelle fungiert. Angelegt wird er aber zu einer Zeit, wo die Rinde noch einschichtig ist. Die Auxiliarzelle (*az*) ist eine der Tragzelle benachbarte Rindenzelle, die relativ unabhängig von der ersten ist, somit ist kein charakteristisches Prokarpium gegeben wie in anderen Familien. Die Anordnung erinnert an die Nemastomaceen. Nach der Befruchtung tritt die übliche Verbindung mit der Auxiliarzelle ein, eine Zentralzelle wird abgegliedert und von dieser aus entstehen (Fig. 604, *2*) verzweigte sporogene Fäden. Eigenartig wird die Sache dadurch, daß sich die basalen Zellen der letzteren erst mit der Zentralzelle wie auch mit der Auxiliarzelle zu einem vielkernigen Gebilde vereinigen, das man Fusionszelle, wie in anderen Fällen, nennen mag (Fig. 604, *3*). Die Rindenzellen haben inzwischen dort, wo

die Fusionszelle liegt, mehr weniger lange Reihen gebildet, welche die Wandung des Zystokarpiums darstellen. Die Fruchthöhlung entsteht in unmittelbarer Nähe der Auxiliar- bzw. Fusionszelle, und man versteht nun leicht, weshalb diese innen der Zystokarpwand anhängt, um die Karposporen in den Hohlraum hinein zu treiben (Fig. 604, *4*, *5*).

Bei verschiedenen Formen etwas verschieden, werden die Karposporen bzw. die sporogenen Fäden durch Streckung der Fusionszelle zwischen das

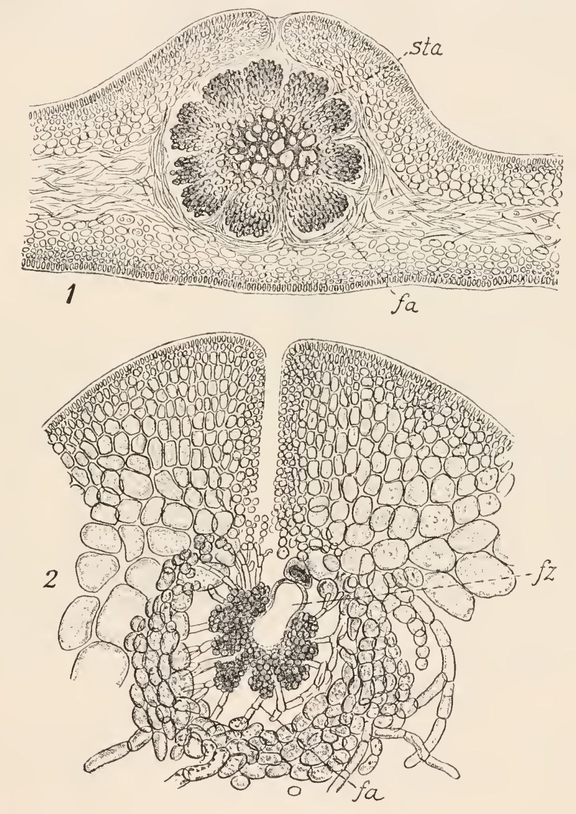


Fig. 603. *1* Frucht von *Soliera chordalis* n. BORNET. *2* Frucht von *Flahaultia appendiculata* n. BORNET. *fa* Fasern, *fz* Fusionszelle, *sta* sterile Hyphen.

Hyphengeflecht geschoben, von dem wir schon oben sprachen. Die anfangs locker gestellten sporogenen Fäden müssen später dicht zusammenschließen.

Es ist klar, daß die Hyphen bei diesem Prozeß verdrängt oder eingeklemmt werden. Tatsächlich sieht man denn auch bei nicht wenigen Gattungen der Rhodophyllideen Stränge des sterilen Gewebes (*fa* Fig. 603, *1*) die Masse der sporogenen Fäden durchsetzen.

Die Fusionszelle kann sich durch weitere Verschmelzung mit ihren Nachbarzellen vergrößern, und dann bleibt sie lange sichtbar, in anderen Fällen ist sie kleiner und ist deshalb im voll entwickelten Fruchtkern nicht mehr nachweisbar.

Die Höhlung des Zystokarps ist vielfach (Fig. 603, *1*, *2*) im Innern des Thallus durch eine feste Wandung gegen das Gewebe des letzteren abgegrenzt, z. B. bei der auch wohl hierher gehörigen Calliblepharis, über welche PHILLIPS kurz berichtet. Diese „Faserhülle“ entsteht wie bei Gigartinen aus verflochtenen Hyphen oder ähnlichen Gebilden. Manchen Gattungen fehlt sie aber.

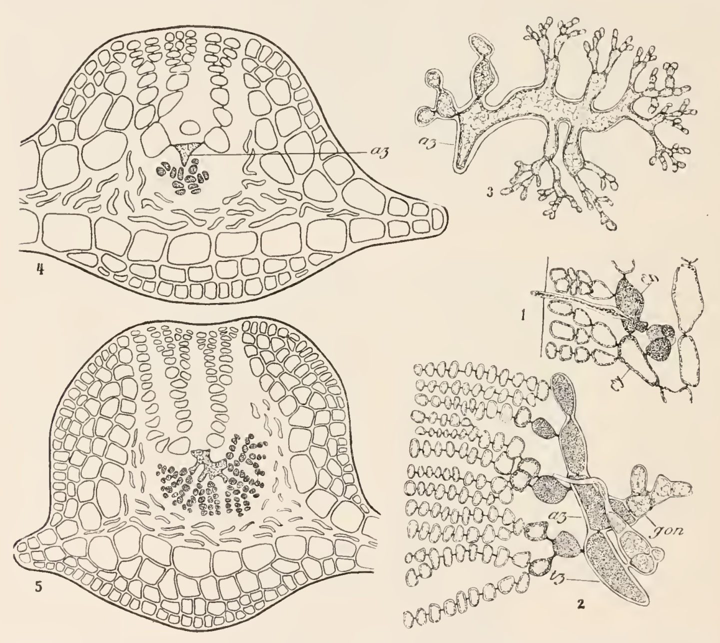


Fig. 604 n. KYLIN. *1*—*3* *Cystoclonium*. *4*, *5* *Rhodophyllis*. *1* Befruchtungsreifes Karpogon. *2* Die Bildung des sporogenen Fadens (*gon*) beginnt. *3* Fusionszelle mit Karposporen-Anlagen. *4* u. *5* Zystokarpien verschiedenen Alters. *az* Auxiliarzelle, *tz* Tragzelle, *gon* sporogener Faden.

Etwas eingehender als die vorerwähnten Gattungen, über welche BORNET, SCHMITZ, PHILLIPS Auskunft gaben, ist durch OSTERHOUT Agardhiella (Rhabdonia) tenera untersucht.

Die Karpogonäste haben die übliche Stellung, die Auxiliarzellen weisen in ihrer Lagerung so wenig Beziehungen zu den Karpogonen auf, daß von Prokarpien nicht wohl die Rede sein kann. Die Karpogone sind zahlreicher als die Auxiliaren. Die Zygote entsendet wie bei Dudresnaya lange Fäden, die aber kaum verzweigt sind. Sie dürften immer nur mit einer Auxiliarzelle in Verbindung treten.

Diese sind wie bei den früher erwähnten Gattungen substanzreiche Zellen der Innenrinde, d. h. größere Gliederzellen der verzweigten und annähernd radiär verlaufenden Rindenfäden. Auch die Nachbarn der Auxiliarzelle enthalten reichliche Nährsubstanzen. Nach vollzogener Fusionierung mit dem sporogenen Faden läßt die Auxiliarzelle auf der Innenseite einen Fortsatz, die Zentralzelle, hervortreten, welche sich wiederholt teilt und einer Masse von Zellen oder Fäden den Ursprung gibt, die nicht bloß die Auxiliarzelle selbst, sondern auch die über ihr stehenden großen Zellen völlig einhülllen. Die Bildung der Zystokarphöhlung usw. geschieht im wesentlichen wie bei den bisher besprochenen Gattungen. Darüber s. OSTERHOUT.

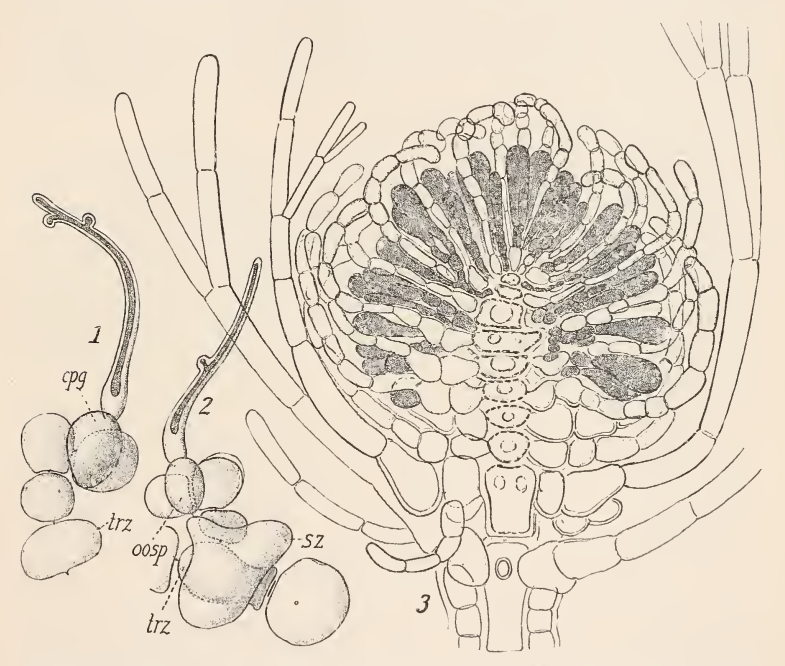


Fig. 605. *Wrangelia* n. ZERLANG u. BORNET. *1* Karpogonast (jung). *2* Ders. einige Zeit nach der Befruchtung. *cpg* Karpogon, *oosp* Oospore, *sz* sporogene Zelle, *trz* Tragzelle. *3* Sexualsproß; der Sporophyt ist dunkel gehalten.

Dieser berichtet auch, daß bei Rhabdonia die Auxiliarzelle mit einigen Nachbarzellen verschmelze, so daß eine riesige Fusionszelle in der Mitte der sporogenen Fäden entstehe.

Die Ähnlichkeit zwischen Gigartinaceen und Rhodophyllidaceen springt in die Augen, und deshalb hat auch SCHMITZ die Verwandtschaft beider Gruppen betont. Allein man wird auch die Unterschiede nicht vergessen dürfen. Die Gigartinaceen besitzen ein typisches Prokarpium, in welchem Karpogon und Auxiliarzelle vereinigt sind, fast wie bei Ceramiaceen usw. Die Rhodophyllidaceen aber besitzen ein solches Prokarpium nicht überall,

Auxiliarzelle und Sexualapparat sind oft weit getrennt, die erstere ist eine beliebige, zunächst kaum ausgezeichnete Rindenzelle. Das erinnert an die Nemastomeen u. a., und man kann, wie mir scheint, tatsächlich fragen, ob zu diesen Gruppen nicht auch Beziehungen vorhanden sind. Man vergleiche nur einmal Bertholds Angaben über Grateloupia usw. mit dem, was Schmitz-Hauptfleisch über Tichocarpus berichten, bei welchem an der Basis der Auxiliarzelle ein dichtes „Plazentapolster" entwickelt wird, ähnlich wie die Fruchthülle bei den Grateloupien.

Eine sichere Entscheidung freilich wird man kaum treffen können, ehe nicht weitere entwicklungsgeschichtliche Daten vorliegen.

Hier mögen auch die Wrangeliaceen ihren Platz finden. Ich rechne dazu Wrangelia, Naccaria, Atractophora und schließe Bonnemaisonia an. Wrangelia hat besondere Sexualsprosse, das sind Kurztriebe (Fig. 605, *3*), mit verkürzten Gliederzellen; die Wirteläste berühren sich an ihrer Basis, die Berindung bleibt aus (vgl. S. 253). Es entwickeln sich die Prokarpien auf dem jeweils ältesten Gliede eines Wirtels.

Die vierzelligen, eigenartig gekrümmten Karpogonäste sitzen einer Tragzelle (*trz* Fig. 605, *1*) auf. Die Zygote treibt eine große lappige Zelle (*sz* Fig. 605, *2*), die sich nach Zerlang durch einen Tüpfel mit der Tragzelle des Karpogonastes (*trz*) verbindet. Die Lappenzelle bildet alsdann das Zentrum, von welcher zahlreiche sporogene Fäden ausgehen, um sich zwischen die Basalzellen der Wirteläste einzuzwängen; sie treten sogar mit einigen derselben durch Tüpfel in Verbindung. Mit der Zeit umspinnen dann die Sporogene die ganze Hauptachse des gestauchten Sexualsprosses (Fig. 605, *3*) und bringen endlich zwischen den haarigen Wirtelästen zahlreiche Karposporen hervor. Obwohl ziemlich viele Karpogonäste angelegt werden, kommt nur einer zur Entwicklung. Alle Karposporen eines Zweigleins entstammen diesem.

Die beiden anderen Gattungen stimmen mit Wrangelia insofern überein, als auch hier sporogene Fäden die Achse der fertilen Sprosse lokal umwachsen, die Prokarpien aber sind ein wenig verschieden. Atractophora bildet aus der Tragzelle (gleichzeitig Auxiliarzelle) sterile Fäden, ähnlich denjenigen bei Rhodomeleen, Delesserien usw. Später fusionieren dieselben mit der Auxiliarzelle, wie bei Harveyella, und nach Einführung einer sporogenen Zelle entsendet die große Fusionszelle sporogene Fäden.

Bei Naccaria ist die Auxiliarzelle nicht deutlich erkennbar, aber auch hier entsteht aus sporogener Zelle, sterilen Fäden usw. eine Fusionszelle, die sporogene Fäden produziert. Allen drei Gattungen gemeinsam ist also, abgesehen vom Verhalten der sporogenen Fäden, die Bildung einer größeren Zentralzelle, von welcher dann erst die sporogenen Fäden ausgehen. Das erinnert an Dudresnaya, vielleicht auch an Scinaia, und kann als Übergang von Dermonema zu dieser gedeutet werden. Andererseits scheint mir die Annahme möglich, daß erst in der fraglichen Gruppe sich eine typische Auxiliarzelle herausgebildet habe, denn bei Wrangelia sehen wir eine leichte Verkettung durch einen für Kerne usw. überhaupt kaum wegsamen Tüpfel, bei Atractophora dagegen bemerken wir das typische Eindringen einer sporogenen Zelle in die Auxiliare. Ist das letztere richtig, dann ist tatsächlich der Weg zu den Gigartinen gegeben, den wir schon auf S. 384 andeuteten.

Ob man dann die Wrangelien schon als Gigartinales oder noch als Nemalionales ansprechen soll, und ob man sie im Anschluß an die eine oder die andere Gruppe behandeln muß, scheint mir von minderer Bedeutung zu sein. Da ich glaube, man muß auf die Anwesenheit der Auxiliarzelle

einen gewissen Wert legen, habe ich die Familie an dieser Stelle dem Leser vorgeführt.

Mit den Wrangelien bringt nun KYLIN wohl nicht ganz mit Unrecht die Bonnemaisonien in Verbindung. Der dreizellige Karpogonast entspringt einer Tragzelle (*trz* Fig. 606); aus der letzteren, wie auch aus der untersten Zelle des Karpogonastes entspringen zunächst inhaltsarme Fäden, welche später die Hülle des Zystokarpes bilden. Die hypogyne Zelle (cpa_2) liefert sterile inhaltsreiche Zellen. Nach der Befruchtung entsendet die Zygote einen sporogenen Faden nach abwärts (*sf* Fig. 606), der auch bald sich zu verzweigen beginnt. Anfangs nährt er sich von den sterilen Zellen, später aber, wenn diese ausgesaugt und zugrunde gegangen sind, fusionieren die Zellen des Sporophyten mit den Zellen des Zystokarpbodens, die inzwischen sehr inhaltsreich geworden sind. Der Prozeß beginnt bei der Tragzelle, greift aber auf alle Nachbarn über. Aus der so entstehenden

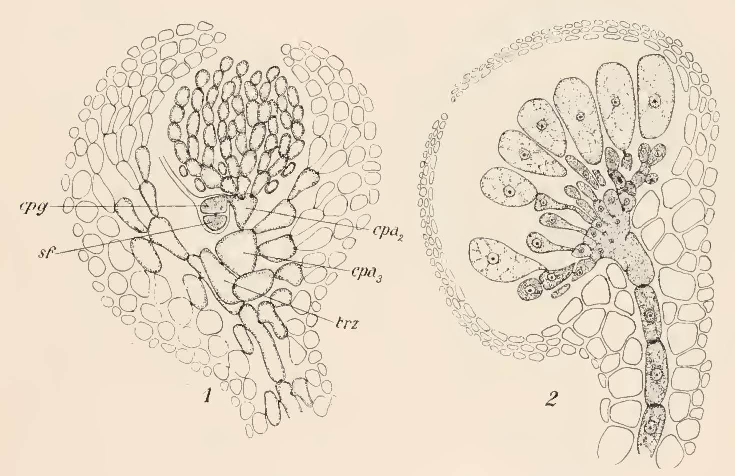


Fig. 606. Zystokarpien von Bonnemaisonia n. KYLIN.

großen Fusionszelle sprossen dann nach aufwärts Fäden hervor, und aus diesen die Karposporen (Fig. 606, *2*).

Bezüglich der verwandtschaftlichen Beziehungen gilt wohl dasselbe, was bereits für Wrangelia und Verwandte gesagt wurde. Auffallend ist, daß die Verbindung mit Nähr- und Auxiliarzellen so außerordentlich in den einzelnen Gattungen wechselt; vielleicht deutet diese Inkonstanz darauf hin, daß das alles innerhalb des Verwandtschaftskreises noch nicht genügend gefestigt ist.

5. Rhodymeniales.

Unter diesem Namen fasse ich nur die Sphaerococcaceen und die Rhodymeniaceen zusammen.

Die Zystokarpien der Sphaerococcaceen sind bei manchen Gattungen dieser Gruppe über den ganzen Thallus scheinbar regellos zerstreut, bei anderen aber finden sie sich in Einzahl auf kleinen Seitensprossen, die da-

durch ziemlich abweichend gestaltet werden und nicht selten als gestielte Kügelchen erscheinen (Fig. 607).

Die einzelne Frucht hat mit derjenigen der Rhodophyllidaceen manche Ähnlichkeit, und doch tritt ein Unterschied (Fig. 608, *4*) sofort hervor: Der Fruchtkern ist an der Basis des Ganzen, der Öffnung gegenüber, angeheftet, und an der Anheftungsstelle findet sich dann ein kleinzelliges, aus Hyphen gebildetes Gewebe, das leider den Namen Plazenta erhalten hat. Mir scheint derselbe nicht sehr glücklich, denn dies Gewebe hat mit der Karposporenbildung, wie in anderen Fällen, gar nichts zu tun.

Die Entwicklungsgeschichte der Sphaerococcaceenfrüchte ist noch vielfach unklar. Halten wir uns zunächst einmal an die leider etwas unvollständigen Angaben von JOHNSON über Gracilaria, so geht aus Fig. 608, *3*



Fig. 607. *1 Gracilaria*; Orig. *2 Phacelocarpus* n. KÜTZING.

hervor, daß an der Basis eines jungen Zystokarpiums eine relativ große Zentral- oder Fusionszelle (*fz*) liegt, hervorgegangen mutmaßlich aus der Vereinigung der Auxiliarzelle mit einigen Nachbarzellen. An der Basis der großen Zentralzelle und wohl auch aus anliegenden Rindenzellen treten die Fäden hervor, welche die sogenannte Plazenta bilden. Das Oberende der Zentralzelle entsendet sporogene Fäden, die (Fig. 608, *3*) anfänglich noch getrennt sind, später aber, offenbar infolge wiederholter Verzweigung, zu einem dichten Polster, dem Fruchtkern, zusammenschließen (Fig. 608, *4*) und sogar in tangentialer Richtung sekundäre Tüpfel bilden. Nur die Enden der Fäden, welche das Kernpolster zusammensetzen, sind frei und produzieren Karposporen. Die Zentralzelle bleibt lange an der Basis des Fruchtkernes sichtbar (*fz*).

Die Fruchtwand entsteht hier wie bei den früher behandelten Familien durch Abhebung der äußeren Rindenschichten von den inneren, die mit einer bedeutenden Verdickung der ersten verbunden ist. Ob bei Gracilaria Verbindungsfäden übrig bleiben, ist nicht ganz sicher, in anderen Gattungen sind aber solche Gebilde bestimmt nachweisbar; sie erscheinen (zusammen mit Hyphen) in das sporogene Gewebe eingeklemmt.

Eine Ergänzung zu dem, was über Gracilaria berichtet wurde, bilden kurze Angaben bei SCHMITZ-HAUPTFLEISCH über Sphaerococcus, die allerdings mit JOHNSONS Bericht über diese Gattung nicht ganz harmonieren. Der Zentralfaden der Fruchtästchen trägt seitlich eine Zelle, welche mit zahlreichen Zweiglein besetzt ist (Fig. 608, *1*). An ihr ist ein vierzelliger Karpogonast befestigt (*cpa* Fig. 608, *1*). Die den Karpogonast tragende

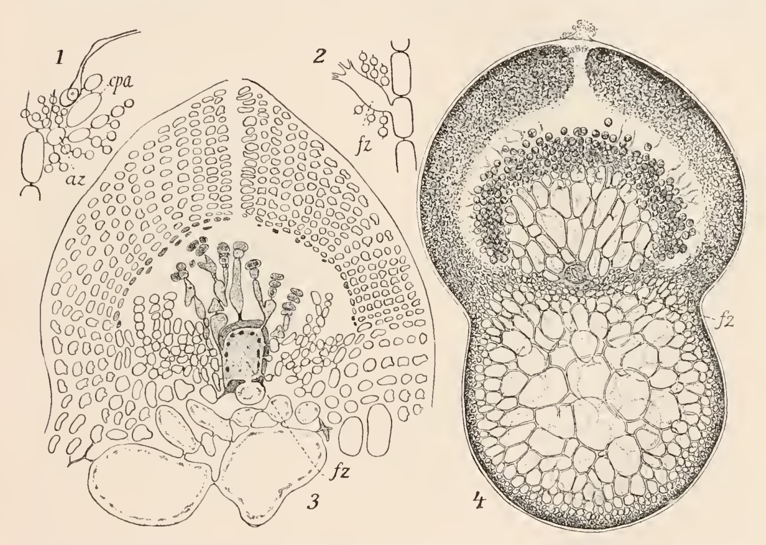


Fig. 608 n. THURET, JOHNSON, SCHMITZ. *1, 2* Prokarpien von *Sphaerococcus coronopifolius*. *3, 4* Junges und älteres Zystokarp von *Gracilaria confervoides*. *cpa* Karpogonast, *az* Auxiliarzelle, *fz* Fusionszelle.

Zelle (*az*) ist die Auxiliarzelle. Nach Vereinigung mit der befruchteten Eizelle fusioniert sie mit ihren Nachbarn, u. a. auch mit Gliederzellen des Zentralfadens (Fig. 608, *2*), und dann wächst die so entstandene Fusionszelle (*fz*) am Oberende zu sporogenen Fäden aus. Diese bilden, soweit ich sehe, den Fruchtkern, die Zweiglein an der Auxiliarzelle liefern wohl die Plazenta.

Wesentlich mehr über den Fruchtaufbau der Sphaerococcaceen als hier berichtet, ist nicht bekannt, wenigstens nicht soweit er für uns in Frage kommt. Gerade diese Gruppe scheint erneuter vergleichender Untersuchung bedürftig. Das bezieht sich auch auf Ahnfeltia, die nach MC FADDENS Angaben hierher gehören könnte.

Ein Teil der Rhodymeniaceen, darunter Rhodymenia selbst, Hymenocladia usw., sowie wohl auch Erythrocoleon, die OKAMURA in diese Familie

rechnet, hat in der Fruchtbildung eine unverkennbare Ähnlichkeit mit den Sphaerococcaceen. Der Hauptunterschied besteht darin, daß die ganze Masse sporogener Fäden, welche von der Auxiliarzelle resp. der Zentralzelle ausstrahlt, in Karposporenbildung aufgeht; infolgedessen ist von einem Fruchtkern in dem Sinne wie bei den Sphaerococcaceen usw. nicht die Rede. Die „plazentaren" Bildungen erscheinen hier wie dort in ähnlicher Weise.

Hier mag auch Plocamium erwähnt sein; es wurde von PHILLIPS, dann von KYLIN untersucht. Die Prokarpien liegen mit Vorliebe an den Außenrändern der Zweige. Die Tragzelle gehört der Innenrinde an, sie liefert einen dreizelligen Karpogonast (Fig. 609, *1*) und stellt gleichzeitig die Auxiliarzelle dar, in welche der sporogene Kern Eingang findet. Nachdem dies geschehen, spaltet sie eine Zentralzelle nach auswärts ab, aus welcher verzweigte Büschel sporogener Fäden entspringen. Die Zellen der sporogenen Fäden, welche an die Zentralzelle grenzen, sind besonders groß,

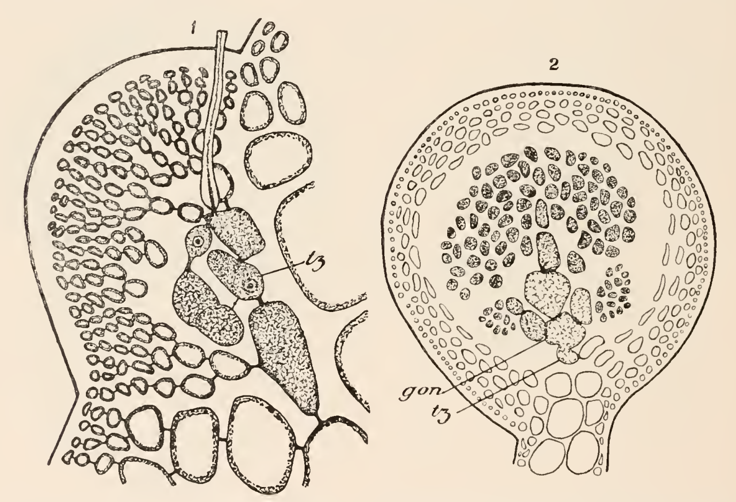


Fig. 609. *Plocamium coccineum* n. KYLIN. *1* Prokarp kurz vor der Befruchtung. *2* Fast reifes Zystokarpium. *tz* Tragzelle, *spf* Faden.

sie bilden keine Karposporen. Dafür verschmilzt mindestens die unterste (*gon* Fig. 609, *2*) mit der Tragzelle. Die Wand des Zystokorps entsteht durch lokales Aussprossen der äußersten Rindenzellen (Fig. 609), welche dicht zusammenschließen.

Von diesen und ähnlichen Rhodymenieen weichen die Chylocladieen (Chylocladia, Lomentaria, Champia) oft recht erheblich ab.

Ihre Fruchtentwicklung ist von JANCZEWSKI, SCHMITZ, HAUPTFLEISCH, DAVIS, HASSENCAMP untersucht worden. Die Angaben dieser Autoren differieren außerordentlich; ich halte mich zunächst im wesentlichsten an HASSENCAMPS Befunde, KYLINS neuste Darstellung weicht davon nicht ab.

Ein radialer Längsschnitt durch den Thallus von Chylocladia kaliformis (Fig. 610, *1*) zeigt, daß der vierzellige Karpogonast einer großen Tragzelle (*trz*) aufsitzt, und diese ihrerseits ist wieder einem der Längsfaden (*lf*) angeheftet, die wir auf S. 279 beschrieben haben. Die Auxiliarzellen sind in

solchen Bildern nicht sichtbar, und zwar deshalb nicht, weil sie, soweit erkennbar, mit dem Karpogonast in keiner direkten Verbindung stehen. Auf Querschnitten (Fig. 610, *2*) dagegen erkennt man sie leicht als ein Paar von Zellen, welche rechts und links neben dem Karpogonast liegen. Nicht selten wird nur eine Auxiliare entwickelt. Die letzteren entstehen dadurch, daß eine resp. zwei große Zellen der Thalluswand durch perikline Wände in die eigentliche Auxiliarzelle (*az*) und in die Basalzelle (*bz*) zerfallen, und zwar schon vor der Befruchtung (Fig. 602, *2*).

Schon auf diesen Stufen fällt die große Zahl der Kerne in den Basalzellen auf, auch die benachbarten Thalluszellen sind häufig durch Kernreichtum ausgezeichnet (Fig. 611, *1*).

Die befruchtete Eizelle tritt durch Fortsätze, welche teils von ihr selbst, teils von den Auxiliarzellen ausgehen, mit den letzteren in Verbindung, und in jede derselben wird ein sporogener Kern eingeführt. Nach Ablauf der üblichen Kernbewegungen wird die „vorgeschriebene" Fußzelle gebildet (*fz* Fig. 611, *1*), und dann schreitet die über ihr stehende Zentralzelle zu Teilungen, welche (Fig. 611, *2*) radiär um ein Zentrum gestellte Zellen ergeben. Von den keilförmigen Zellen werden unten durch perikline Wände kleinere, Stielzellen, abgeschnitten (vgl. Polyides), und nunmehr stellen die oberen die Karposporenanlagen dar, welche sich noch erheblich vergrößern, sich mit Reservesubstanzen füllen und sich zudem durch einen einzigen großen Kern auszeichnen.

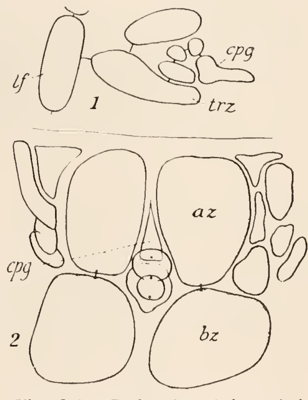


Fig. 610. Prokarpien (schematisch) von *Chylocladia califormis* n. HASSENCAMP. *1* Im Längsschnitt des Sprosses. *2* Im Querschnitt desselben. *lf* Längsfaden, *trz* Tragzelle, *cpg* Karpogon, *az* Auxiliarzelle, *bz* Basalzelle.

Inzwischen sind aber die Basalzellen nicht untätig geblieben, sie verschmelzen völlig mit den Fußzellen und vereinigen sich außerdem durch mehr oder weniger breite Plasmastränge mit zahlreichen vegetativen Zellen (Fig. 611, *3*, *4*). Doch auch damit ist es der Fusionierungen noch nicht genug, die Plasmamassen brechen noch in die Stielzellen ein und beseitigen deren Wände vollends. So resultiert im Anschluß an jede Auxiliare eine riesige Fusionszelle, welche die Sporen auf ihrem Scheitel trägt, und wo zwei Auxiliarzellen vorhanden waren, wird auch noch zwischen den beiden Derivaten der Basalzellen eine breite Verbindung (Fig. 611, *4*) hergestellt.

Die so gebildete Riesenzelle enthält natürlich sehr zahlreiche Kerne, und zwar müssen das teils sporogene, teils auxiliare Kerne sein. Wenn nun auch nicht alle in Frage kommenden Nuclei gleich aussehen, so lassen sich doch die beiden Sorten derselben nicht mehr unterscheiden.

Die Wandung des Zystokarps entsteht durch Neubildung von Zellen unter periklinen Teilungen in der Umgebung der Auxiliaren. Die neugebildeten Zellmassen wölben sich über diesen zusammen.

Bei Lomentaria und Champia pflegt nur eine Auxiliarzelle ausgebildet zu werden und wenn deren zwei auftreten, entwickelt sich nur eine weiter. Abweichend von der zuerst besprochenen Gattung unterbleibt die Fusionierung der Basal-, Fuß- usw.-Zellen untereinander. Die Zentralzelle entwickelt

außerdem bei diesen Gattungen kurze sporogene Fäden, welche sich verzweigen und erst dann zur Karposporenbildung schreiten (Hauptfleisch).

Die Angaben von Davis lauten abweichend, indes scheinen mir seine Zeichnungen doch im wesentlichen das zu bestätigen, was Hauptfleisch berichtet. Auch Kylin bestätigt die Angaben von Hauptfleisch.

Chylocladia steht offenbar den Rhodymenia-Arten ziemlich fern, und man wäre wohl geneigt, sie in eine ganz andere Familie zu bringen; indes

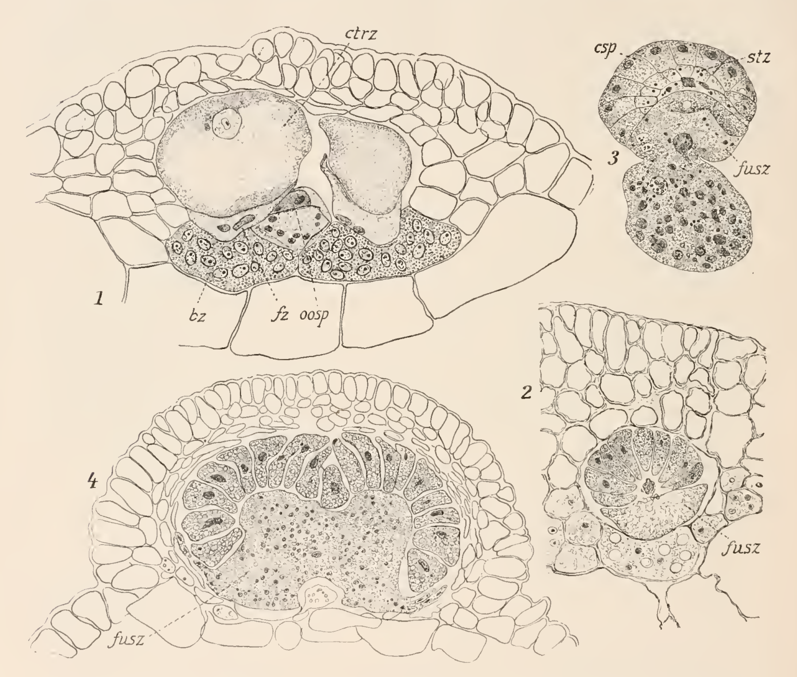


Fig. 611. Fruchtbildung bei *Chylocladia* n. Hassencamp. *1* Junge Stufe nach Abtrennung der Zentralzelle (*ctrz*). *2*, *3* Etwas ältere Stadien. *4* Fast reife Karposporen. *oosp* Oospore, *fz* Fußzelle, *bz* Basalzelle, *fusz* Fusionszelle, *stz* Stielzelle, *csp* Karposporen.

erscheinen doch Lomentaria und Champia geeignet, einen Übergang zu vermitteln; so lange diese, wie die anderen in Frage kommenden Gattungen nicht genauer untersucht sind, wird auch der Zweifler gut tun, zunächst die Familie der Rhodymeniaceen intakt zu belassen, und so lange wird auch über die Verwandtschaft mit den Delesseriaceen, die vielfach wohl mit Recht betont wird, nichts Sicheres zu sagen sein.

Rückblick.

Blicken wir auf meinen Bericht über die Entwicklung des Sporophyten zurück, so zeigt sich uns eine ungemeine Mannigfaltigkeit in der Aus-

gestaltung desselben. Er tritt bei den Nemalieen auf als ein einfaches Büschel verzweigter Sprößchen, um bei Dermonema, Galaxaura u. a. zu einem schon recht umfangreichen System reich verästelter Fäden umgestaltet zu werden.

Diese vermögen sodann in der Gruppe der Cryptonemiales nicht mehr auf eigenen Füßen zu stehen; sie finden nicht bloß Halt, sondern auch Nahrung in den Auxiliarzellen; sie parasitieren partiell auf den letzteren, etwa in derselben Weise wie das Sporogonium der Muscineen auf der mütterlichen Moospflanze. Das „Schmarotzer"system des Sporophyten wird nun in der mannigfaltigsten Weise in den verschiedenen Gruppen ausgebildet. Vielfach werden die Nachbarn der Auxiliarzellen mit zur Ernährung benutzt und durch Fusionierung mit letzteren in das Ernährungssystem einbezogen, wie das z. B. bei Chylocladia und noch eigenartiger bei den Corallineen der Fall ist.

Auf der anderen Seite vollzieht sich eine Reduktion des Sporophyten. Die ursprünglich langen Fäden werden kürzer nnd kürzer, schließlich erscheint das ganze Gebilde, z. B. bei den Rhodomeleen, auf eine oder zwei Zellen reduziert. Hier wie in anderen Fällen (Gloeosiphonia usw.) begnügt sich der Sporophyt dann nicht mehr damit, sich mehr oder weniger äußerlich auf oder in der Auxiliarzelle zu verankern, nein, er schlüpft vollständig in dieselbe ein und ist in diesem Stadium völlig membranlos, von einer parasitischen Amöbe, von einer Vampyrella oder von einem Chytridium nur innerlich verschieden. Er benimmt sich auch vollständig wie ein Parasit, schiebt den Kern der Auxiliarzelle flugs beiseite, regiert in deren Plasma wie in seinem Eigentum und entwickelt sich auf Kosten und mit Hilfe desselben.

Ceramiaceen und Rhodomeleen, bei welchen der Sporophyt am weitesten reduziert, der Parasitismus am weitesten entwickelt ist, wird man in ähnlicher Weise als die höchst stehenden Florideen betrachten, wie man die Kompositen meistens als die weitest entwickelten Phanerogamen ansieht.

Der Sporophyt kann nackt sein, gewöhnlich aber besitzt er eine Hülle, und damit entstehen dann die oben geschilderten Zystokarpien. Ganz allgemein entstammt die Hülle dem Gametophyten, nicht dem Sporophyten, im übrigen ist sie recht wechselnden Ursprunges.

Allgemeines über die Florideen.

1. Die Verteilung der Fortpflanzungsorgane

unterliegt innerhalb der Rotalgenfamilie mannigfachem Wechsel.

Antheridien und Karpogonien kommen bei Nemalionales und Cryptonemiales nicht selten auf ein und demselben Individuum beisammen vor, ich nenne: Helminthora, Batrachospermum-Arten, Dudresnaya-Nemastoma-Spezies usw. Die weitaus größte Mehrzahl der Florideen freilich ist zweihäusig. Die Diözie ist so häufig, daß Beispiele kaum zu nennen sind. Nah verwandte Formen verhalten sich oft verschieden. Z. B. ist Chantransia zweihäusig, die von ihr kaum zu trennende Balbiana einhäusig. Die meisten Batrachospermum-Arten sind einhäusig, einige wenige zweihäusig usw. Bei zweihäusigen Arten kommen vereinzelte einhäusige Exemplare zum Vorschein, z. B. nach Bornet bei Nemalion, Callithamnion tetragonum, Dudresnaya coccinea u. a. Umgekehrt kann die Differenzierung so weit gehen, daß die männlichen Pflanzen kleiner sind als die weiblichen, so bei Martensia, Griffithia, Nemalion, Dumontia (Svedelius, Kylin, Dunn). Die männlichen Pflanzen sind fast ephemer, gibt doch Dunn an, daß diese bei Dumontia an den amerikanischen Küsten nur für 2—3 Wochen in die Er-

scheinung treten, während die Weibchen und die Tetrasporen-Pflanzen den ganzen Sommer über wahrgenommen werden. Bei Delesseria sanguinea sind nur die männlichen Blättchen hinfällig. Die Sache ist also recht bunt.

Tetra- oder Monosporen fehlen, soweit unsere Kenntnisse reichen, manchen Rotalgen ganz, so z. B. Nemalion, Lemanea, Calosiphonia, Nemastoma, Gymnophloea, auch Bonnemaisonia und manchen anderen. Nah verwandte Gattungen und Arten können sich verschieden verhalten, hat doch Dudresnaya coccinea Tetrasporen, während D. purpurifera derselben, soweit bekannt, entbehrt. Noch seltsamer sind die Chantransien, bei manchen Arten sitzen Monosporen und Geschlechtsorgane zusammen, Chantransia virgatula und Daviesii haben Mono- und Tetrasporen auf denselben Individuen, an einigen Varietäten wiegen die Mono-, an anderen Tetrasporen vor, Chantransia efflorescens führt die Tetrasporen auf besonderen Exemplaren, diese erscheinen im Frühling, die Geschlechtspflanzen im Sommer.

Der für Chantransia zuerst erwähnte Fall ist auch bei Batrachospermum realisiert, ebenso bei Platoma. Im ersten Fall sitzen die Mono- im zweiten die Tetrasporen auf den gleichen Individuen wie die Sexualorgane, und solcher Fälle gibt es mehr, z. B. nennt Rosenvinge Petrocelis Kennedyi und Crouoria. Wo Tetrasporen und Geschlechtsorgane von der gleichen Pflanze erzeugt werden, handelt es sich vielleicht immer um kreuzweis geteilte Tetrasporangien, die nach Kylin u. a. den anderen nicht gleichwertig sein sollen. Es wird vermutet, daß hier keine Reduktionsteilung bei der Entwicklung der Sporen einsetzt.

Wo ungeschlechtliche Fortpflanzungsorgane mit den geschlechtlichen gemeinsam gefunden werden, erzeugt die Pflanze erstere mit Vorliebe auf den Jugendstadien. So entstehen sie bei Batrachospermum auf den Chantransia-Fäden, bei Platoma auf den Sohlen. Das ist aber kein unumstößliches Gesetz. Nach Kuckuck rücken die Tetrasporangien des Platoma ziemlich weit an den Geschlechtspflanzen hinauf, Batrachospermum sporulans erzeugt Monosporen nur an den Langtrieben u. s. f. In solchen Fällen kommen Monosporen und Sexualorgane an den gleichen Zweigbüscheln vor so bei Batrachospermen (Sirodot), bei Scinaia Helminthora (Svedelius) u. a. Wo Monosporen und Antheridien benachbart sind, tritt deren Ähnlichkeit besonders hübsch hervor, sie sind oft schwer unterscheidbar, ein Zeichen ihrer Homologie?

Die bislang erwähnten Formen stellen aber nur einen Bruchteil der Florideengruppe dar, der in erster Linie durch Nemalionales und Cryptonemiales repräsentiert wird. Die Hauptmasse — alle Ceramiales, Gigartinales usw. — folgen dem Beispiel der Chantransia efflorescens, d. h. sie haben die Tetrasporangien auf besonderen Exemplaren. Die Trennung ist so scharf, daß man Hunderte von Exemplaren untersuchen kann, ohne heterogene Fortpflanzungsorgane auf dem gleichen Stock zu entdecken. Ja es gibt offenbar Fälle, in welchen die tetrasporentragenden Individuen von den Geschlechtspflanzen in der Form abweichen. Killian gibt z. B. an, daß die Tetrasporenpflanzen von Rhodophyllis bifida in ihren Zellen etwas größer sind als die Geschlechtspflanzen, auch die Haftscheiben seien verschieden, und nach Howe sind bei Galaxaura noch viel stärkere Unterschiede gegeben.

Kjellman unterschied in der Gattung Galaxaura eine Gruppe der Cameratae und eine andere der Spissae. Die zu den beiden Sektionen gehörenden Arten sind durch den Bau der Rinde scharf voneinander unterschieden. Howe zeigte nun zunächst, daß Galaxaura obtusata, wenn sie Tetrasporen erzeugt, den Bau der Cameratae hat, wenn sie Geschlechts-

organe liefert dagegen der Struktur die Spissae. Später wies er nach, daß die Tetrasporenpflanzen der Galaxaura marginata den in Fig. 612, *1* wiedergegebenen Rindenbau haben, während die Geschlechtspflanzen das in Fig. 612, *2* wiedergegebene Bild zeigen. Im zweiten Fall schließen die Rindenfäden fest zusammen, im ersten berühren sie sich kaum. In diesen Fällen unterscheiden sich die ganzen Pflanzen im Wuchs kaum voneinander. Das ist nach Howe bei den als Rhodura und Microthoë bezeichneten Gruppen zu bemerken. Zur Sektion Rhodura gehört Galaxaura flagelliformis Kjellman; sie stellt die Tetrasporenpflanze dar und ist dicht-knorrig verzweigt. Die zugehörige Geschlechtspflanze erhielt den Namen Galaxaura squalida Kjellman und wurde zu Microthoë gezählt. Im Vergleich zur Tetrasporenpflanze ist sie locker verzweigt, hat längere Äste usw.

Ich vermute, daß sich noch weitere Fälle finden werden, zumal solche, welche auch der Kultur zugänglich sind. Wo die Tetrasporen so scharf von den Sexualorganen getrennt sind, pflegen auch diese selbst voneinander



Fig. 612. *Galaxaura marginata* (Ell. et Soland.) n. Börgesen. *1* Rinde der Tetrasporenpflanze. *2* Rinde der männlichen Pflanze.

isoliert zu sein, man hat dann dreierlei Individuen, weibliche, männliche und ungeschlechtliche.

Schon immer konnte man annehmen, daß die Geschlechtspflanzen und die Tetrasporenpflanzen miteinander abwechseln. Beide pflegen nicht zu gleicher Zeit in der See zu erscheinen. Lewis hat dann durch Aussaaten dargetan, daß aus den Karposporen immer ungeschlechtliche Pflanzen hervorgehen und aus den Tetrasporen immer geschlechtliche, so zwar, daß im letzten Fall männliche und weibliche Exemplare in gleicher Zahl erscheinen.

Mit diesem Befunde will es einstweilen freilich nicht ganz übereinstimmen, daß im Freien die verschiedenen Individuen nicht immer in den entsprechenden Zahlen können aufgefunden werden. Solms gibt z. B. an, daß bei Neapel Corallina-Weibchen recht selten sind und Rosenvinge erwähnt ähnliches für die Lithothamnien der dänischen Gewässer. Die Autoren beschrieben die Arten in diesen Gruppen mit Vorliebe nach den häufigeren Tetrasporangien. Ich fand bei Neapel ungeschlechtliche Pflanzen von Polysiphonia häufig, geschlechtliche selten, umgekehrt traten bei Warnemünde

die Zystokarpien der Polysiphonia fast häufiger auf als Tetrasporen. Auch Polyides hat in den dänischen Gewässern mehr Geschlechtspflanzen als Tetrasporen tragende (Rosenvinge).

Den Corallinen nähert sich in diesem Punkt Griffithia corallina, von welcher Kylin an der schwedischen Küste nur zwei weibliche und zwei männliche Individuen fand, sonst aber Tetrasporenpflanzen in Menge. Bei allen Hildenbrandien, die er untersuchte, vermißte Rosenvinge die Geschlechtsorgane ganz, ebenso bei Rhododermis Georgii. Bei Rhododermis elegans dagegen fehlten sie zwar an den dänischen Küsten, fanden sich aber in Grönland, wenn auch spärlich. Es gibt gewiß noch andere Beispiele.

Wie sich diese Abweichungen von den Befunden Lewis erklären lassen, steht einstweilen noch dahin. Lewis ließ die ungleichnamigen Sporen unter gleichen Bedingungen keimen. Denkbar wäre, daß abweichende äußere Faktoren andere Resultate ergeben. Denkbar ist es auch, daß verschiedene Keimlinge gegen die Außenwelt verschieden empfindlich sind, so könnten z. B. die Geschlechtspflanzen weniger widerstandsfähig sein und deshalb unterdrückt werden.

Obige Befunde rufen die Auffassung von Schmitz in die Erinnerung zurück, daß mehrere Generationen von Tetrasporen-Individuen hintereinander entstehen können. Auch Rosenvinge spricht davon und fragt ganz richtig, wie es dann mit der Reduktion der Chromosomen bestellt sei. Dieselbe Frage drängt sich bezüglich der Rhabdonia tenera auf. Die Tetrasporen keimen nach Osterhout auf der Mutterpflanze und liefern meistens Geschlechtspflanzen, gelegentlich aber Tetrasporenpflanzen. Mir scheint, die ersten Teilungsstufen seien nicht genügend geklärt (vgl. auch Svedelius).

Die Trennung von Geschlechts- und Tetrasporenpflanzen ist keine absolut scharfe. In nicht wenigen Gruppen treten vereinzelte männliche oder weibliche Pflanzen mit ungeschlechtlichen Sporen auf. Bornet wies besonders darauf hin, daß man bei Durchsicht zahlreicher Individuen einer Art hie und da Exemplare findet, welche einzelne Tetrasporangien an Sexualpflanzen führen. Er selbst erwähnt Polysiphonia fibrillosa, Chylocladia kaliformis, Solieria chordalis, Callithamnion corymbosum. Letztere bildet Thuret ab. Die Ceramiaceen scheinen besonders häufig solche Abweichungen zu zeigen. Pringsheim erwähnt Spermothamnion roseolum, ältere Autoren Callithamnion, Lejolisia usw. Yamanouchi spricht von Polysiphonia violacea, Lewis von Griffithia, Svedelius von Nitophyllum punctatum usw. Bei Polysiphonia und Griffithia wird zwar die Tetradenteilung in den Sporangien begonnen, aber nicht durchgeführt, eine Reduktionsteilung ist nicht nachweisbar, und wenn ich die Dinge recht verstehe, sind die Sporen nicht immer normal. Rigg und Dalgity freilich geben für eine Polysiphonia normale Tetrasporen an Sexualpflanzen an, und was ich an solchen Sachen gelegentlich sah, machte auch einen normalen Eindruck. Bei Nitophyllum handelt es sich um Monosporen. Diese entstehen wie die Tetrasporen aus vielkernigen Zellen; in letzteren werden alle Kerne bis auf einen verdrängt (s. oben), nun aber erfährt dieser keine Teilung, vielmehr wird der ganze Inhalt der Mutterzelle zu einer großen Spore, die schließlich ausschlüpft und offenbar keimungsfähig ist.

Bei Nitophyllum könnte es sich um einen Fall von Apogamie handeln; denn nach Svedelius treten die Monosporen mit Vorliebe an Exemplaren auf, deren Karpogone nicht funktionieren.

Weitere Prüfung scheint mir unerläßlich. Immerhin geht aus dem, was jetzt vorliegt hervor, daß die Sporen an Geschlechtspflanzen dieselbe Chromosomenzahl aufweisen wie diese selber, d. h. sie sind haploid.

Geschlechtsorgane an Tetrasporenpflanzen kommen auch vor, freilich seltener. LEWIS erwähnt einen solchen Fall für Spermothamnion und bildet ihn ab.

2. Die Entwicklungsfolge.

Aus unserem Bericht über die Verteilung der Fortpflanzungsorgane geht bereits klar hervor, daß die Nemalionales und die Mehrzahl der Cryptonemiales sich von allen übrigen Florideen, z. B. Ceramiaceen, Rhodomelaceen, Delesseriaceen, scharf durch den Mangel von spezifischen Tetrasporen-Pflanzen unterscheiden. Die neueren Untersuchungen über die Kernverhältnisse haben diesen Gegensatz vertieft und SVEDELIUS hat daraufhin von haplobiontischen und diplobiontischen Florideen gesprochen. Ich nehme den Ausdruck an, ohne freilich seinen Ideen über den Generationswechsel zustimmen zu können.

Bei den Haplobionten haben wir einen Wechsel von zwei Generationen wie bei Moosen und Farnen. Die Geschlechtspflanzen mit den Sexualorganen spreche ich als den Gametophyten an, das Produkt der Zygote, d. h. die sporogenen Fäden und die Karposporen sind für mich der Sporophyt. Ich schließe mich darin an SCHMITZ an. Eine Abweichung von den Archegoniaten besteht nun darin, daß die Reduktionsteilung an eine andere Stelle gelegt ist als bei der eben genannten Gruppe. Die Haplobionten haben nur ein ganz kurzes diploides Stadium des Kernes, allein die Zygote macht auf diese Bezeichnung Anspruch, haploid sind natürlich die Geschlechtspflanzen und haploid sind auch sporogene Fäden und Karposporen, denn die erste Teilung in der Zygote ist ja eine Reduktionsteilung (vgl. das Schema). Die zytologischen Abweichungen zwischen Rotalgen und Archegoniaten stören meines Erachtens den Vergleich nicht, denn für mich handelt es sich um den regelmäßigen Wechsel zweier in Form und Leistung verschiedener Gebilde. Somit halte ich mit vielen Fachgenossen an dem fest, was seit HOFMEISTER so klar ist. Damit soll nicht geleugnet werden, daß für andere Fragen die Kernverhältnisse von hoher Bedeutung sind. Wir kommen darauf zurück.

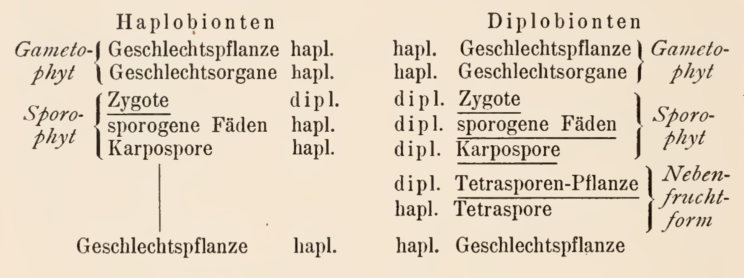
Bei den Diplobionten ist in jenen einfachen Wechsel der beiden Generationen noch ein Stück eingeschaltet, nämlich die Tetrasporenpflanze. Der Gametophyt und der Sporophyt wechseln regelmäßig mit einem Gebilde ab, das dem Gametophyten völlig gleich sieht und nur durch seine Produkte, wenigstens äußerlich, verschieden erscheint (Schema S. 432). Es folgt aufeinander: Gametophyt mit den Geschlechtsorganen, Zygote, Karpospore, Tetrasporenpflanzen, Tetraspore, Geschlechtspflanze. Die Kernverhältnisse sind folgende: Die Zygote ist natürlich diploid, diploid sind sporogene Fäden und Karposporen, ferner die ganze Tetrasporenpflanze. Die Reduktion findet in der Tetraspore statt, und dadurch wird dann auch die ganze Geschlechtspflanze wieder haploid. Diese Befunde waren für YAMANOUCHI und seine Nachfolger ein Grund, den Generationswechsel der Rotalgen auf die Kernverhältnisse zu gründen. Auch dem kann ich nicht beistimmen. Für mich sind bei den Diplobionten nach wie vor die Geschlechtspflanzen der Gametophyt, die sporogenen Fäden der Sporophyt, und die Tetrasporenpflanze ist eine Nebenfruchtform, ein Einschiebsel, oder ein fakultativer Gametophyt, wie man will. In meiner Auffassung werde ich bestärkt durch die Tatsache, daß die Karposporen bei den Haplobionten haploid und bei den Diplobionten diploid sind, und doch sind das offenbar morphologisch durchaus gleichwertige Gebilde.

Im übrigen soll der Generationswechsel der Algen später im Zusammenhang besprochen werden. Hier sei nur noch auf eine Zusammenstellung von Davis und von Church verwiesen.

Erwähnt sei noch, daß auch, abgesehen von den genannten Unterschieden, die Gameto- und Sporophyten nicht immer die gleichen Kernverhältnisse haben müssen. Wo die vegetativen Zellen des ersteren vielkernig sind, bleiben die sporogenen Zellen und die Karposporen oft einkernig, besonders scharf hebt das Svedelius für Martensia hervor.

Goebel, ich und andere haben immer betont, daß es gleichgültig sei, wo die Reduktionsteilung ihren Platz finde. Wir haben immer gemeint, gleichgültig für die Frage nach dem Generationswechsel. Wenn Svedelius neuerdings sagt, daß einer längeren diploiden Phase eine biologische Bedeutung zukomme, so ist das diskutabel, berührt aber die hier gestellte Frage kaum.

Für das oben Gesagte ergibt sich folgendes Schema:



3. Verwandtschaften.

Wer die Bangiaceen als Protoflorideen (S. 236) bezeichnet, ist über die Beziehungen der eigentlichen Rhodophyceen zu anderen Algen nicht mehr im Zweifel. Muß nun auch zugegeben werden, daß jene Auffassungen sehr wohl vertretbar sind, so könnte doch auch an einen anderen Anschluß gedacht werden, nämlich an die Verbindung mit Coleochaete, mag man nun diese direkt als Vorfahren ansprechen oder doch, wie z. B. de Bary, Sachs u. a., annehmen, daß beide Familien eine gemeinsame Wurzel haben. Man kann sich vorstellen, daß die Spermatozoiden der Coleochaeten unbeweglich wurden und daß sich der lange Hals der Oogonien nicht mehr öffnete. Auch im Generationswechsel ist eine bemerkenswerte Ähnlichkeit zwischen Coleochaete und den haplobiontischen Florideen, diese geht so weit, daß bei beiden die Reduktionsteilung in die Zygote verlegt ist, bereits die erste Teilung in dieser bringt ja die Herabsetzung der Chromosomenzahl.

Aber wir dürfen auch die Unterschiede nicht vergessen. Die Karpogone der Florideen sind zweikernig, das Oogon von Coleochaete ließ aber bislang nur einen Kern erkennen. Das würde freilich bedeutungslos sein, wenn Batrachospermum wirklich nur einen Kern in der weiblichen Zelle besäße (S. 376). Schon Schmitz wies aber auf eine weitere Differenz hin: Die Karpozoosporen der Coleochaete entstehen in der Zygote, die sporogenen Fäden wachsen bei Batrachospermum und allen anderen aus ihr hervor. Nach allem wird man heute kaum eine Entscheidung treffen können, ich selber bin jedenfalls recht unsicher geworden.

Ich fürchte, auch in der nächsten Zukunft werden die Florideen noch in glänzender Einsamkeit durch die Hand- und Lehrbücher geführt werden,

es müßte denn sein, daß man für sie eine ganz andere Verbindung herstellte; nämlich mit den Ascomyceten, einer Gruppe, die in ihrer Phylogenie fast ebenso unklar ist, wie die Florideen. Gehen sie vielleicht auf eine gemeinsame Basis zurück? Der von Cohn schon 1866, von de Bary 1870 ausgesprochene Gedanke ist nicht so ganz von der Hand zu weisen und auf Ähnlichkeiten oder Verwandtschaften der beiden großen Thallophytenfamilien ist wiederholt von den erwähnten Autoren, wie auch von Sachs, Schmitz u. a., vor allem auch von Dodge hingewiesen worden; denn nicht bloß kommen in beiden Gruppen Trichogynen und Spermatien vor, auch die Entwicklung des Sporophyten zeigt mancherlei Anklänge. Man vergleiche nur einmal die Sporophyten von Dermonema, Harveyella und besonders von Galaxaura mit Apo- und Perithecien resp. mit askogenen Hyphen von Ascomyceten, oder auch die im kompakten Gewebe liegenden Karposporenhaufen der Gigartineen mit Eurotium, Tuber usw.

Allen diesen Fruchtkörpern gemeinsam ist auch die völlig heterogene Entstehung der Sporen und der Hüllen. Die einen entstammen der Zygote, die anderen beliebigen Zellen des Gametophyten.

Diese Ähnlichkeiten dürfen uns freilich nicht über die Unterschiede hinwegtäuschen. Nicht alle Ascomyceten haben Trichogynen; doch das könnte etwas sekundäres sein, dafür sprechen u. a. Nienburgs und Killians Arbeiten. Wichtiger ist das Verhalten der sporogenen bezw. askogenen Fäden, die sich in einem Falle in den Auxiliarzellen verankern, im anderen nicht. Bei den Florideen verschmelzen die Sexualkerne sofort in der Eizelle. bei den fraglichen Pilzen wird deren Vereinigung vertagt bis zum Beginn der Askusbildung. Die Ähnlichkeiten, welche Dodge hier zwischen den Ascomyceten und Florideen zu konstruieren versuchte, indem er in beiden Fällen noch mit einer doppelten Verschmelzung der Kerne liebäugelt, sind gewiß nicht vorhanden.

Endlich sind Asci und Karposporen doch auch von Grund auf verschieden. Nun muß natürlich ein einzelnes Merkmal nicht für sich allein bewertet werden, aber Bedenken ruft das doch alles hervor und fordert weitere Klärung.

Zieht man die äußersten Konsequenzen, so könnte man die Ascomyceten als farblose Florideen bezeichnen. So weit werden heute noch wenige gehen wollen. Näher liegt es schon, die durch Thaxter sorgfältig untersuchten Laboulbenien so zu nennen (vgl. Ed. Fischer). Im Hinblick auf die farblosen phanerogamen Schmarotzer (Orobanchen, Rafflesien, Lathraea usw.) oder Saprophyten hat es ja gar keine Bedenken, Annahmen derart zu machen, wir wissen ja auch direkt, daß Harveyella, die Polytomeen, Rhodochytrium usw. farblose Formen farbiger Algen sind, und im ersten Kapitel unseres Buches haben wir ja noch besonders betont, daß es wohl farblose Flagelatenreihen gibt, welche sich von farbigen herleiten.

Literatur.

Agardh, C. A., Species Algarum rite cognitae cum synonymis etc. Gryphiae 1823. **1.** 1828. **2.**

Agardh, J. G., Florideernes Morphologie. K. Svensk. Akad. Handl. 1880. **15.**

—, Species genera et ordines algarum. 3². Morphologia Floridearum 1880. 3³. De Dispositione Delesseriearum curae posteriores 1898.

—, Till Algenernes Systematik. Nya bidrag VII; Florideae. Acta Univers. Lund. 1885. **21.**

—, Om strukturen hos Champia och Lomentaria. Sv. Vet. Akad. Öfvers. 1888. **45**, 49.

—, Analecta algologica. Ebenda 1892. **28.** 1896. **32.**

AMBRONN, Über einige Fälle von Bilateralität bei den Florideen. Bot. Ztg. 1880. 38.
—, Über die Art und Weise der Sproßbildung bei den Rhodomeleen-Gattungen Vidalia, Amansia und Polyzonia. Sitz.-Ber. der bot. Ver. der Prov. Brandenburg 1880. **22**, 73.
ARCANGELI, G., Sopra alcune specie dei Batrachospermum. Nuovo Giorn. bot. Italian. 1882. **14**, 155.
ARCHER, W., On the minute structure and Mode of Growth of Ballia callitricha Ag. Transact. of Linn. soc. Bot. 1880. 2e ser. **1**, 211.
ASKENASY, E., Über eine neue Methode, um die Verteilung der Wachstumsintensität von wachsenden Pflanzenteilen zu bestimmen. Verh. d. Heidelberger naturhist.-med. Vereins. N. F. **2**.
—, Algen. Forschungsreise S. M. S. „Gazelle" in den Jahren 1874/1876. **4**. 1889.
ATKINSON, G. F., Monograph of the Lemaneaceae of the United States. Ann. of bot. 1889/1891. **4**, 177.
BATTERS, E. A. L, New or critical british marine Algae. Journ. of Bot. 1910. **38**.
BERTHOLD, G., Beitr. z. Morphol. u. Physiol. der Meeresalgen. Pringsheims Jahrb. 1882. **13**, 569.
—, Über Spiralstellung bei den Florideen. Bot. Ztg. 1883. **41**, 729.
—, Cryptonemiaceen des Golfes von Neapel. Fauna und Flora des Golfes von Neapel 1884. **12**.
BIGELOW, R. P., On the structure of the frond in Champia parvula Harv. Contributions from the cryptogamic laboratory of the museum of Harward Univers. N. 7. Proceed. of Amer. Acad. 1887. **23**, 111.
BÖRGESEN, F., Some new or little known West Indian Florideae. II. Bot. Tidsskr. 1910. **30**, 177—210.
—, The marine algae of the danish West Indies. Vol. 2.: Rhodophyceae. Kopenhagen 1915ff.
BORNEMANN, Beitr. z. Kenntnis der Lemaneaceen. Diss. Freiburg 1887.
BORNET, ED., Deux Chantransia corymbifera Thuret; Acrochaetium et Chantransia. Bull. soc. bot. France. **51**, 14—23.
—, Description d'un nouveau genre de Floridées des côtes de France. Ann. sc. nat. 1859. 4e sér. **11**, 88. (Lejolisia.)
—, et THURET, G, Rech. sur la fécondation des Floridées. Ann. sc. nat. bot. 1867. 5e sér. **6**, 137.
—, Notes algologiques. Paris 1876.
BRAND, F., Über Chantransia und die einschl. Formen der bayr. Hochebene. Hedwigia 1897. **36**, 300.
—, Fortpflanzung und Regeneration von Lemanea fluviatilis. Ber. d. d. bot. Ges. 1896. **14**, 185.
—, Über Batrachospermum. Bot. Zentralbl. **61**, 280.
BRANNON, M. A., The structure and development of Grinellia americana. Ann. of Bot. 1897. **11**, 1.
BREBNER, G., On the origin of the filamentous Thallus of Dumontia filiformis. Journ. Linn. soc. 1895. **30**, 436.
BUTTERS, F. K., Observations on Rhodymenia. Minnesota botan. studies. 1899.
—, Observations on Trichogloea lubrica. Ebenda 1903. **3**, 1.
CARRUTHERS, J. B., On the cystocarp of some Species of Callophyllis and Rhodymenia. Journ. Linn. soc. 1892. **29**, 77.
CASPARY, R., Observations on Furcellaria fastigiata and Polyides rotundus. The Annals and Magazine of nat. Hist. 1850. 2e sér. **6**.
CHESTER, G. D., Notes concerning the development of Nemalion multifidum. Bot. Gaz. 1896. **21**, 340.
CHURCH, A. H., Historical review of the Florideae II. Journ. of Bot. 1919. **57**, 329—334.
CLELAND, R. E., The cytology and life-history of Nemalion multifidum Ag. Ann. of Bot. 1919. **33**, 323—352.
CONNOLLY, C. J., Beiträge zur Kenntnis einiger Florideen. Flora 1911. **103**. 125—170.
CRAMER, C., Physiol.-systemat. Untersuchungen über die Ceramiaceen. Neue Denkschr. der allgem. schweiz. Ges. für die ges. Naturwiss. 1865. **20**.
—, Ceramieen. Pfl.-physiol. Untersuchungen von NÄGELI und CRAMER 1857. Heft 4.
—, Über Caloglossa Leprieurii (Mont. Harv.) J. G. Ag. Festschrift für NÄGELI und KÖLLIKER. Zürich 1891.
CLARKE, J. W. and WHEELER, W. C., The inorganic constituents of marine Invertebrates United States geol. Survay. 1917. Profess. Paper, 102.
DAINES, L. L., Comparative development of the Cystocarps of Anthithamnion and Prionitis. Univ. Cal. publ. Botany. 1913. **4**, 283—302.
DARBISHIRE, O. V., Die Phyllophora-Arten der westl. Ostsee deutschen Anteils. Wissenschaftl. Meeresuntersuchungen, herausg. v. d. Komm. z. Erf. d. deutschen Meere usw. 1895. Abtlg. Kiel. N. F. **1**.

DARBISHIRE, O. V., Spencerella australis, eine neue Florideen-Gattung und Art. Ber. d. d. bot. Ges. 1896. **14**, 195.
—, On Actinococcus and Phyllophora. Ann. of Bot. 1899. **13**, 253.
DAVIS, B. M., Kernteilung der Tetrasporen-Mutterzelle bei Corallina officinalis Ber. d. d. bot. Ges. 1898. **16**, 266.
—, Development of the Frond of Champia parvula Harv. Ann. of Bot. 1892. **6**, 339.
—, The fertilisation of Batrachospermum. Ebenda 1896. **10**, 49.
—, Development of the Cystocarp of Champia parvula. Bot. Gaz. 1896. **21**, 109.
—, Development of the procarp and Cystocarp in the genus Ptilota. Ebenda **22**, 353.
—, Life history in the red algae. Am. Nat. 1916. 502—512.
DEBRAY, F., Sur la structure et le développement des Chylocladia, Champia et Lomentaria; 2. mém. Bull. scientif. de la France et de la Belgique 1890. **22**, 399.
—, Recherches sur la structure et le développement du Thalle des Chylocladia, Champia et Lomentaria. Bull. scient. du département du Nord. 2e sér. Année 9.
DERICK, C. M., Notes on the holdfasts of certain Florideae. Bot. Gaz. 1899. **28**, 246.
DODGE, B. O., The morphological relationships of the Florideae and the Ascomycetes. Bull. Torrey bot. club. 1914. **41**, 157—202.
DUNN, GRACE, A., Development of Dumontia filiformis. 1. The Development of the tetraspores. Plant world 1916. **19**, 271. 2. The development of sexual plants and general Discussion of results. Bot. Gaz. 1917. **63**, 425.
MC FADDEN, M. G., The nature of the cystocarps of Ahnfeldtia gigartinoides. Univers. Californ. publ. Botany 1911. **4**, 137.
—, On a Colacodasya from Southern California. Ebenda **4**, 143—150.
FALKENBERG, P., Die Rhodomelaceen des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. Fauna und Flora des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. 26. Monographie. Berlin 1901.
—, Über endogene Bildungen normaler Seitensprosse in den Gattungen Rytiphloea, Vidalia und Amansia. Bot. Ztg. 1879. **37**, 604.
—, Über kongenitale Verwachsungen am Thallus der Pollexfenieen. Nachr. d. Gött. Ges. d. W. 1880. Bot. Ztg. 1881. **40**, 159.
FOSLIE, M., The Norvegian forms of Lithothamnion. Det k. norske Vidensk. Selskabs Skrifter 1894. Ebenda zahlreiche kleinere Arbeiten.
—, The Lithothamnia of the percy Slader trust expedition in H. M. S. Sealark. Trans. the Linn. soc. London 1907. **7**, [2] 93—108.
—, The Lithothamnia. Ebenda **12**, 177—92.
—, Bemerkungen über Kalkalgen. Beih. bot. Zentralbl. 1908. **23**, II, 266—72.
—, Die Lithothamnien des Adriatischen Meeres und Marokkos. Wissenschaftl. Meeresuntersuchungen. N. F. **7**. Abt. Helgoland. 1—45.
FREEMAN, E. M., Observations on Constantinea. Minnesota Bot. Stud. Ser. 2. **2**, 175.
GIBSON, HARVEY, J. R., On the development of Sporangia in Rhodochorton Rothii Näg. Journ. Linn. soc. Bot. 1891. **28**, 201.
—, On the structure and development of Catenella Opuntia Grev. Ebenda 1892. **29**, 68.
GOEBEL, K., Organographie der Pflanzen. Jena 1898.
—, Über die Verzweigung dorsiventraler Sprosse. Arbeiten des bot. Instituts zu Würzburg 1880. **2**, 353.
—, Über einige Süßwasserflorideen aus Britisch-Guyana. Flora 1897. **83**, 436.
—, Eine Süßwasserfloridee aus Ostafrika. Ebenda 1898. **85**, 65.
—, Über die Jugendzustände der Pflanzen. Ebenda 1889. **72**, 1.
GUIGNARD, L., Développement et constitution des Anthérozoides. Revue gén. de bot. 1889. **1**, 11.
HASSENCAMP, A., Über die Entwicklung der Zystokarpien bei einigen Florideen. Bot. Ztg. 1902. **60**, 65.
HAUFE, F. E., Beiträge zur Kenntnis der Anatomie und teilweise auch der Morphologie einiger Florideen. Diss. Göttingen 1879.
HAUPTFLEISCH, P., Die Fruchtentwicklung der Gattungen Chylocladia, Champia und Lomentaria. Flora 1892. **75**, 307.
HEDGCOCK, G. G., and HUNTER, A. A., Notes on Thorea. Bot. Gaz. 1899. **28**, 425—429.
HENCKEL, A, Über den Bau der vegetativen Organe von Cystoclonium purpurascens Kütz. Nyt Magazin f. Naturvidenskab. 1901. **39**, 355.
HEYDRICH, F., Über Corallinaceen. In verschiedenen Jahrgängen der Berichte d. d. bot. Gesellschaft.
—, Die Befruchtung des Tetrasporangiums von Polysiphonia Greville. Ber. d. d. bot. Ges. 1901. **19**, 55—71.
—, Das Tetrasporangium der Florideen, ein Vorläufer der sexuellen Fortpflanzung. 1902.
—, Die Entwicklungsgeschichte des Corallineen-Genus Sphaeranthera Heydrich. Mitt. zool. Station Neapel. **14**, 586—619.

Heydrich, F., Implicaria, ein neues Genus der Delesseriaceen. Ber. d. d. bot. Ges. 1902. **20**, 479.
—, Polystrata, eine Squamariacee aus den Tropen. Ebenda 1905. **23**, 30—36.
—, Carpogonium und Auxiliarzelle einiger Melobesieae. Ebenda 1909. **27**, 79—85.
Howe, M. A., A. note on the structural dimorphism of sexual and tetrasporic plants of Galaxaura obtusata. Bull. Torrey bot. club. 1916. **43**, 621.
—, Further notes on the structural Dimorphism of sexual and tetrasporic plants in the Genus Galaxaura. Contributions from the New York bot. Garden. Brooklyn bot. Garden Memoirs 1918. **1**, 191.
—, Phycological studies II. Ebenda 1905. **32**.
—, Observations on monosporangial discs in the genus Liagora. Bull. of the Torrey Bot. Club. 1920. **47**, 1—8.
Janczewski, Notes sur le développement du Cystocarpe dans les Floridées. Mém. de la soc. de Cherbourg 1876. **20**, 109.
Johnson, T., Sphaerococcus coronopifolius Stackh. Ann. of bot. 1888. **2**, 293.
—, The procarpium and fruit in Gracilaria confervoides. Ebenda 1887. **1**, 213.
—, Stenogramme interrupta. Ebenda 1892. **6**, 361.
Jolis, A. le, Liste des algues marines de Cherbourg. Mém. de la soc. imp. des sc. nat. de Cherbourg 1864. **10**, 1.
Jönsson, B., Beiträge zur Kenntnis des Dickenwachstums der Rhodophyceen. Acta Universit. Lund. 1890/1891. **27**.
Karsten, G., Delesseria (Caloglossa Horb) amboinensis. Bot. Ztg. 1891. **41**, 265.
Ketel, K. F., Anatomische Untersuchungen über die Gattung Lemanea. Diss. Greifswald 1887.
Kjellman, F. R., The algae of the arctic sea. Kgl. vet. Akad. Handlingar 1883. **20**. Nr. 5.
—, Om Floridé-slägtet Galaxaura etc. K. svenska Vetensk. Akad. Handlingar 1900. **33**. Nr. 1.
Kilian, K., Über die Entwicklung einiger Florideen. Zeitschr. f. Bot. 1914. **6**, 209.
Kny, L., Über Axillarknospen bei den Florideen. Festschr. d. Berliner Ges. nf. Freunde. 1873.
—, Botanische Wandtafeln. 1879. 3. Abt. 80.
—, Die Bedeutung der Florideen in morphologischer und histologischer Beziehung. Bot. Ztg. 1873. **31**, 433.
—, Über echte und falsche Dichotomie im Pflanzenreich mit Bemerkungen von P. Magnus. Sitz.-Ber. d. Ges. nf. Freunde in Berlin Dezbr. 1871 in Bot. Ztg. 1872. **30**, 341, 699, 722.
Kononow, W. N., Zur Anatomie v. Phyllophora nervosa Grev. Scripta bot. hort. Petropol. 1905/1906. **23**.
Kuckuck, P., Beiträge zur Kenntnis der Meeresalgen. 1. Rhododermis parasitica Batt. Wissenschaftl. Meeresuntersuchungen 1897. N. F. **2**. Abt. Helgoland.
—, Beiträge zur Kenntnis der Meeresalgen. 12. Über Platoma Bairdii. 13. Untersuchungen über Chrysymenia. Wissenschaftl. Meeresuntersuchungen 1912. Abt. Helgoland. **5**, 119—205.
Kurssanow, L., Beiträge zur Zytologie der Florideen. Flora 1909. **99**, 310.
Kützing, T. F., Phycologia generalis.
—, Tabulae phycologicae.
Kylin, H., Studien über die Algenflora der schwedischen Westküste. Diss. Upsala 1907.
—, Die Entwicklungsgeschichte von Griffithia corallina (Lightf.) Ag. Zeitschr. f. Bot. 1916. **8**, 97—124.
—, Die Entwicklungsgeschichte und die systematische Stellung von Bonnemaisonia asparagoides usw. Ebenda 1916. **8**, 545.
—, Über die Befruchtung und Reduktionsteilung bei Nemalion multifidum. Ber. d. d. bot. G. 1916. **34**, 257—272.
—, Über Spermothamnion roseolum (Ag.) Pringsh. und Trailliella intricata Batters. Bot. Not. 1916. 83—92.
—, Über Callithamnion Furcellariae J. G. Ag. und C. hiemale Kjellm. Ebenda 65—67.
—, Über die Keimung der Florideensporen. Arkiv f. Bot. 1917. **14**, 25 S.
—, Über die Entwicklungsgeschichte von Batrachospermum moniliforme. Ber. d. d. bot. Ges. 1917. **35**, 155—164.
—, Studien über die Entwicklungsgeschichte der Florideen. Erscheint in Kgl. svensk. Vetensk. Akad. Handlinger 1922.
Lehmann, E., Beiträge zur Kenntnis von Chantransia efflorescens J. Ag. Wissenschaftl. Meeresuntersuchungen 1901. Abt. Kiel. N. F. **6**.
Lemoine, P., Structure anatomique des Mélobésiées. Application à la classification. Ann. inst. océanograph. 1911. **2**, fasc. 2, 190 S.

Lemoine, P., Mélobésiées. Deuxième Expedition antarctique française 1908/1910.
—, Melobesieae. British Antarctic (»Terra nova«) Expedition 1910. Nat. Hist. Rep. Part. II. 1917. 23—27.
Lewis, J. F., Alternation of generations in certain Florideae. Bot. Gaz. 1912. 53, 236.
—, The seasonal life cycle of some red algae etc. Plant World 1914. 17, 31.
Lingelsheim, A., Mitteilung über Hildenbrandia rivularis. Jahresber. d. schl. Ges. f. vaterl. Kultur 1914. 25—27.
Massee, G., On the formation and growth of the cells in the genus Polysiphonia. Journ. of roy. micr. soc. 1884. 2e ser. 4, 198.
Menz, J., Über sekundäre Befestigung einiger Rotalgen. Österr. bot. Zeitschr. 1910. 60, 103 ff.
Minder, Fr., Die Fruchtentwicklung von Choreonema Thureti. Diss. Freiburg 1910.
Möbius, M., Beiträge zur Kenntnis der Gattungen Thorea. Ber. d. d. bot. Ges. 1891. 9, 333.
—, Bemerkungen über die systematische Stellung von Thorea. Ebenda 1892, 10, 266.
Murray, On the structure and systematic position of Chantransia etc. Journ. Linn. soc. Bot. 1890. 28, 209.
Nägeli, C., Neuere Algensysteme. Zürich 1847.
—, Wachstumsgeschichte von Hypoglossum Leprieurii (Mont.) Kütz. Nägeli u. Cramer, Pfl.-physiol. Untersuchungen 1855. H. 1.
—, und Schwendener, Das Mikroskop.
—, Wachstumsgeschichte von Delesseria Hypoglossum. Nägeli u. Schleiden, Zeitschr. f. wissenschaftl. Botanik 1845. H. 2. 121.
—, Beiträge zur Morphologie und Systematik der Ceramiaceen. Sitz.-Ber. der Akad. d. W. in München 1861. Bot. Mitt. 1.
—, Wachstumsgeschichte v. Pterothamnion Plumula u. floccosum. Nägeli u. Cramer, Pfl.-physiol. Untersuchungen 1855. H. 1.
Nichols, M. B., Contributions of the knowledge of the California species of crustaceous Corallines. I., II. Univ. California public. bot. 1909. 3, 341.
Nienburg, W., Zur Keimungs- und Wachstumsgeschichte der Delesseriaceen. Bot. Ztg. 1908. 66, I, 183—208.
—, Zur Kenntnis der Florideenkeimlinge. Hedwigia 1912. 51, 299—305.
Okamura, K., Illustrat. of the marine algae of Japan. 1901 u. folg.
—, On the vegetative multiplication of Chondria crassicaulis Harv. etc. Tokyo bot. Magazine 1892.
—, On Microcladia and Carpoplepharis. Ebenda. 14, 4—12.
Okamura, K., Onda, K., and Higashi, M., Preliminary notes on the development of the carpospores of Porphyra tenera Kjellm. Bot. Magazine 1920. 34, 131—135.
Olson, M. E., Observations on Gigartina. Minnesota bot. Stud. Ser. 2. 2, 154.
Oltmanns, Fr., Zur Entwicklungsgeschichte der Florideen. Bot. Ztg. 1898. 56, 99.
Osterhout, M. J. V., On the Life-history of Rhabdonia tenera. J. Ag. Ann. of bot. 1896. 10, 403.
—, Befruchtung bei Batrachospermum. Flora 1900. 87, 109.
Peter, A., Über die Pleomorphie einiger Süßwasseralgen aus der Umgebung Münchens. Bot. Zentralbl. 1888. 33, 188.
Pfeiffer v. Wellheim, F. R., Weitere Mitteilungen über Thorea ramosissima Borg. Österr. bot. Zeitschr. 1896.
Phillips, R. W., On the development of the cystocarp in Rhodomelaceae. Ann. of bot. 1895. 9, 289 u. 1896. 10, 185.
—, On the development of the cystocarp in Rhodymeniales. Ebenda 1897. 11, 347 u. 1898. 12, 173.
Pilger, R., Ein Beitrag zur Kenntnis der Corallinaceae. Englers bot Jahrb. 1908. 41, 241—69.
Postels u. Ruprecht, Illustrationes algarum Oceani pacifici etc. St. Petersburg 1840.
Pringsheim, N., Beiträge zur Morphologie der Meeresalgen. Abh. d. K. Akad. d. Wiss. Berlin 1861 oder Ges. Abh. 1.
Reinke, J., Lehrbuch der Botanik 1880.
Rigg, G. B., and Dalgity, A. D., A note on the generations of Polysiphonia. The bot. gaz. 1912. 54, 164—165.
Rosanoff, Recherches anatomiques sur les Mélobésiacées. Mém. de la soc. imp. des sc. nat. de Cherbourg 1866. 12, 11.
Rosenvinge, L. K., Über Polysiphonia. Bot. Zentralbl. 1883. 16. 222.
—, Bidrag til Polysiphonias Morphologi. Botanisk Tidsskrift 1884. 14, 11.
—, Sur la disposition des feuilles chez les Polysiphonia. Ebenda 1888. 17, 1.
Rosenvinge, L. K., Sur la formation des pores secondaires chez les Polysiphonia. Botanisk Tidsskrift 1888. 17, 10.

Rosenvinge, L. K., Über die Spiralstellungen der Rhodomelaceen 1902. Pringsh. Jahrb. **37**, 338—364.

—, Sur les organes piliformes des Rhodomelacées. Bull. de l'acad. des sc. etc. de Danemark 1903. **4**, 439.

—, On the spiral arrangement of the branches in some Callithamnieae. Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab. Biologiske Meddelelser **2**, 5.

—, The marine Algae of Denmark. Mém. de l'acad. royale des sciences et des lettres de Danemark 1909. 7e sér. sect. des sc. **7**.

—, The marine Algae of Denmark II. Kgl. danske Videnskab. Selsk. Skrifter 7. Raekke 1917. Naturvidensk. och Math. Afd. **7**, 2.

—, On the spiral arrangement of the branches in some Callithamnieae. Kgl. Dansk Videnskab. Selsk. 1920. **2**, 70 S.

Rothpletz, A., Fossile Kalkalgen aus den Familien der Codiaceen und der Corallinaceen. Zeitschr. d. d. geol. Gesellschaft 1891. **43**, 295.

Sauvageau, C., Observations biologiques sur le Polysiphonia fastigiata Grev. Recueil trav. bot. néerlandais 1921. **18**, 213—230.

Schiller, J., Zur Morphologie und Biologie von Ceramium radiculosum. Grun. Österr. bot. Zeitschr. 1908.

—, Über Bau, Entwicklung, Keimung und Bedeutung der Ceramiaceen. Ebenda 1913. **63**, 144 ff.

—, Über Bau, Entwicklung, Keimung und Bedeutung der Parasporen der Ceramiaceen. Ebenda 1913. **63**, 203—210.

Schmidle, W., Untersuchungen über Thorea ramosissima Bory. Hedwigia 1896. **35**, **1**.

—, Einiges über die Befruchtung, Keimung und Haarinsertion von Batrachospermum. Bot. Ztg 1899. **57**, 125.

Schmitz, Fr., Unters. üb. d. Befruchtung der Florideen. Sitz.-Ber. d. Akad. d. Wiss. Berlin 1883. S. 215.

—, Die systematische Stellung der Gattung Thorea Bory. Ber. d. d. bot. Ges. 1892. **10**, 115.

—, Die Gattung Microthamnion J. Ag. (= Seirospora Harv.). Ebenda 1893. **10**, 273.

—, Kl. Beiträge z. Kenntnis der Florideen. N. Notarisia 1892. **3**, 110.

—, Dass. II, III. Ebenda 1893. **4**, 226 u. 244.

—, Dass. IV. Ebenda 1894. **5**, 608 u. 705.

—, Dass. VI. Ebenda 1896. **6**.

—, Die Gattung Lophothalia J. Ag. Ber. d. d. bot. Ges. 1893. **11**, 212.

—, Über d. Fruchtbildung der Squamarieen. Sitz.-Ber. d. niederrh. Ges. in Bonn 1879. S. 376.

Schussnig, B., Bemerkungen über die Rotalge Ceramothamnium adriaticum Schiller. Österr. bot. Zeitschrift 1914. **44**, 85—93.

Schwendener, S., Über Scheitelwachstum und Blattstellungen. Sitz.-Ber. d. Akad. d. Wiss. in Berlin 1885. S. 921.

—, Über Spiralstellungen bei Florideen. Monatsh. d. Berl. Akad. d. W. 1880. S. 327.

—, Zur Theorie der Blattstellungen. Sitz.-Ber. d. Akad. d. Wiss. Berlin 1883. **22**, 741.

—, Über Spiralstellungen bei Florideen. Ber. d. d. bot. Ges. 1902. **22**, 471.

Seckt, H., Beitr. z. mech. Theorie d. Blattstellungen bei Zellenpflanzen. Bot. Zentralbl., Beihefte. **10**.

Setchell, W. A., Structure and development of Tuomeya fluviatilis Harv. Proc. Am. Ac. of arts and sc. 1890. **25**, 53.

—, Revision of the Genus Constantinea. Nuova Noterisia 1906. **17**, 162.

Sirodot, L., Observations sur le développement des algues d'eau douce compos. le genre Batrachospermum. Bull. de la soc. bot. de France 1875. **22**, 128.

—, Les Batrachospermes. Paris 1884.

—, Études sur la famille des Lemaneacées. Ann. sc. nat. Bot. 1872. 5e sér. **16**.

Smith, A. A., The development of the cystocarp of Griffithia Bornetiana. Bot. Gaz. 1896. **22**, 35.

—, On the development of the Cystocarps in Callophyllis laciniata Kütz. Journ. Linn. Soc. London. **28**, 205.

Solms-Laubach, H. Graf zu, Über die Fruchtentwicklung von Batrachospermum. Bot. Ztg. 1867. **25**, 161.

—, Die Corallinen-Algen des Golfs von Neapel u. d. angrenzenden Meeresabschnitte. Fauna u. Flora d. Golf von Neapel 1881. **4**.

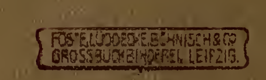
—, Note sur le Janczewskia, nouvelle Floridée parasite du Chondria obtusa. Mém. de la soc. nat. des sc. nat. de Cherbourg 1877. **21**, 209.

—, Psilotum triquetum. Ann. jard. bot. de Buitenzorg 1884. **4**, 139. (Chylocladia.)

Sturch, H. H., Harveyella mirabilis (Schm. u. R.). Ann. of bot. 1899. **13**, 83.

SVEDELIUS, N., Über den Bau und die Entwicklung der Florideengattung Martensia. Kungl. svensk. Vetensk. Akad. handlg. 1908. **43**, Nr. 7, 1—96.
—, Rhodophyceae, ENGLER-PRANTL, Natürl. Pflanzenfamilien. Nachtr. z. **1**, 2. 1911.
—, Über die Spermatienbildung bei Delesseria sanguinea. Svensk bot. tidskr. 1912. **6**, 239—265.
—, Über die Tetradenteilung in den vielkernigen Tetrasporangiumanlagen bei Nitophyllum punctatum. Ber. d. d. bot. Ges. 1914. **32**, 48.
—, Über die Zystokarpienbildung bei Delesseria sanguinea. Svensk bot. tidskr. 1914. **8**, 1—33.
—, Über Sporen an Geschlechtspflanzen von Nitophyllum punctatum; ein Beitrag zur Frage des Generationswechsels der Florideen. Ber. d. d. bot. Ges. 1914. **32**, 106—117.
—, Zytologisch-entwicklungsgeschichtliche Studien über Scinaia furcellata. Nova Acta Regiae Societatis Scientiarum Upsaliensis 1915. Sér. IV. **4**, Nr. 4,
—, Die Monosporen bei Helminthora divaricata nebst Notiz über die Zweikernigkeit ihres Karpogons. Ber. d. d. bot. Ges. 1917. **35**, 212—225.
—, Über die Homologie zwischen den männlichen und weiblichen Fortpflanzungsorganen der Florideen. Ebenda **35**, 225—233.
—, Einige Bemerkungen über Generationswechsel und Reduktionsteilung. Ebenda 1921. **39**, 178—187.
THURET, G. et BORNET, E., Études phycologiques 1878.
—, Rech. sur la fécondation des Fucacées et les antheridies des algues. Ann. sc. nat. 1855. 4 sér. **3**, 5.
THWAITES, On the early stages of development of Lemanea fluviatilis. Proceed. Linn. soc. London 1849. **1**, 360.
TOBLER, FR., Weitere Beiträge zur Kenntnis der Florideenkeimlinge. Beih. z. bot. Zentralbl. 1907. **21**, 148.
—, Beitr. z. Entwicklungsgeschichte u. Biologie einiger Meeresalgen. Ebenda 1903. **14**, 1.
WARTMANN, Beitr. z. Anatomie u. Entwicklungsgeschichte d. Algengattung Lemanea. St. Gallen 1854.
WEBER VAN BOSSE, A., Notes on Sarcomenia miniata Ag. Journ. of bot. 1896.
—, Notice sur quelques genres nouveaux d'algues de l'archipel malaisien. Ann. du gard. bot. de Buitenzorg 1910. 2 sér, **9**, 25.
—, Marine Algae: Rhodophyceae. Transact. Linn. soc. London (2) Zoolog. 1914. **16**, 269—306.
—, Liste des algues du Siboga. II. Rhodophyceae. I. partie. Protoflorideae, Nemalionales, Cryptonemiales. Siboga-Expeditie 1921. **59 b**, 185—310.
— und FOSLIE, M., The Corallinaceae of the Siboga-Expedition Monographie LXI Uitkomsten of zoologisch, botanisch, oceanographisch en geologisch gebied verzameld in Nederlandsch-Indië 1899—1900. Leiden 1904. gr. **4**, 110 S.
WILLE, N., Bidrag til algernes physiologiske anatomi. Kgl. Svensk. Vet. Acad. Handlingar 1885. **21**.
—, Beitr. z. Entwicklungsgeschichte der physiol. Gewebesysteme bei einigen Florideen. Nova acta Leop.-Car. 1887. **52**, 51.
—, Über die Befruchtung bei Nemalion multifidum (Web. et Mohr). Ber. d. d. bot. Ges. 1894. **12**, 59.
—, Morphologiske og physiologiske Studier over Alger. Nyt mag. f. Naturvid. 1891. **32**, 99.
—, Om Topcellväxten hos Lomentaria kaliformis. Bot. Notiser 1887. S. 252.
WOLFE, J. J., Cytological studies on Nemalion. Ann. of bot. **18**, 607—631.
WRIGHT, P., On the cell-structure of Griffithia setacea All. etc. Transact. of the R. Irish Acad. **26**.
YAMANOUCHI, S., The life history of Polysiphonia violacea. The bot. gaz. 1906. **41**, 425—434.
—, The life history of Corallina officinalis L. Bot. Mag. Tokyo 1913. **27**, 279.
—, Life history of Corallina officinalis var. mediterranea. Bot. Gaz. 1921. **72**, 90.
YENDO, K., Corallinae verae japonicae. Journ. of college of Science Tokyo 1902. **16**.
—, Study of the genicula of Corallinae. Ebenda 1904. **19**.
—, Principle of systematizing Corallinae. Bot. Magazine Tokyo 1905. **19**, 116.
—, The germination and development of some marine Algus I. Bot. Magaz. Tokyo 1919. **33**, 73.
ZERLANG, O. E., Entwicklungsgesch. Unters. üb. d. Florideengattungen Wrangelia u Naccaria. Flora 1889. **72**.

Druck von Ant. Kämpfe, Jena.


FOS'E LÜDDECKE E. BÖHNISCH & CO
GROSSBUCHBINDEREI LEIPZIG.